UNIVERSITE DE LIEGE
BELGIQUE

VOL. 20. 1950

ARCHIVES
DE
L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur Ray. BOUILLENNE

SOMMAIRE

1. R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand. Le phytotron de l'Institut Botanique de l'Université de Liège.
2. C. Sironval. Recherches organographiques et physiologiques sur le développement du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges.
3. C. Sironval. Relation entre la nature de l'insaponifiable des limbes et la floraison chez *Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* Duch.
4. M. Bouillenne-Walrand. Considérations et expériences sur les herbicides 2-4 D. et homologues. I.
5. M. Bouillenne-Walrand. Considérations et expériences sur les herbicides 2-4 D. et homologues. II.
6. M. Bouillenne-Walrand. Durée d'activité des principaux dérivés du 2-4 D. répandus sur le sol nu.
7. M. Bouillenne-Walrand et L. Evrard. Influence des hormones d'application ajoutées en diverses concentrations aux milieux de culture du mycelium de *Agaricus hortensis* (Cooke) *albida* Lange.
8. R. Noël. Etude préliminaire des échanges respiratoires dans la plantule de *Impatiens balsamina* L.
9. R. Noel. Contribution à l'étude anatomique de *Impatiens balsamina* L.
10. A. Marechal. Découverte en Belgique de *Trichophorum alpinum* (L.) Pers. (*Eriophorum alpinum* L.).

Les Éditions de
LEJEUNIA
Liège 1951

580.6
L71
V.20
1950

UNIVERSITY OF ARIZONA
OCT 30 1953
LIBRARY

CORRESPONDANCE ET ÉCHANGES

Pour tout ce qui concerne les ARCHIVES DE L'INSTITUT DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE, nous vous demandons de vouloir bien envoyer la correspondance à l'adresse suivante

M. le SECRÉTAIRE des ARCHIVES de l'INSTITUT DE BOTANIQUE de l'UNIVERSITÉ de LIÈGE.

3, rue FUSCH, LIÈGE. (Belgique).

PRODUITS PHYTOPHARMACEUTIQUES

vendus sous la marque

S.B.A. P.C.M. AGRIPHAR LIEGE

HERBICIDES - FONGICIDES - INSECTICIDES
HORMONES VÉGÉTALES

SOCIÉTÉ BELGE DE L'AZOTE
et des
PRODUITS CHIMIQUES DU MARLY

S.B.A.P.C.M. LIEGE

Notes techniques et renseignements sur demande.

Production

Agents pour le conditionnement physique du sol, engrais chimiques simples et composés pour la grande culture, l'horticulture et les cultures spéciales.

Protection

Gamme complète de produits de phytopharmacie ; insecticides, fongicides, herbicides sélectifs, désinfectants pour semences. antirongeurs et antilimaces

Entretien

Produits divers désinfectants et d'entretien des locaux et du matériel.

UNION CHIMIQUE BELGE

Société Anonyme

Siège Social : 61, Avenue Louise, Bruxelles
Téléphone : 37.12.20 10 lignes ~ R.C.B. 6451
Station expérimentale ; 92, Av. Ernest Solvay La Hulpe

SOCIÉTÉ BELGE d'OPTIQUE — — — — — — et d'INSTRUMENTS de PRÉCISION

Rue de la Prairie 108

GAND

Microscopes

Microprojecteurs

Loupes binoculaires

UNIVERSITE DE LIÈGE
BELGIQUE

VOL. 20. 1950

ARCHIVES
DE
L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur Ray. BOUILLENNE

SOMMAIRE

1. R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand. Le phytotron de l'Institut Botanique de l'Université de Liège.

2. C. Sironval. Recherches organographiques et physiologiques sur le développement du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges.

3. C. Sironval. Relation entre la nature de l'insaponifiable des limbes et la floraison chez *Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* Duch.

4. M. Bouillenne-Walrand. Considérations et expériences sur les herbicides 2-4 D. et homologues. I.

5. M. Bouillenne-Walrand. Considérations et expériences sur les herbicides 2-4 D. et homologues. II.

6. M. Bouillenne-Walrand. Durée d'activité des principaux dérivés du 2-4 D. répandus sur le sol nu.

7. M. Bouillenne-Walrand et L. Evrard. Influence des hormones d'application ajoutées en diverses concentrations aux milieux de culture du mycelium de *Agaricus hortensis* (Cooke) *albida* Lange.

8. R. Noel. Etude préliminaire des échanges respiratoires dans la plantule de *Impatiens balsamina* L.

9. R. Noel. Contribution à l'étude anatomique de *Impatiens balsamina* L.

10. A. Marechal. Découverte en Belgique de *Trichophorum alpinum* (L.) Pers. (*Eriophorum alpinum* L.).

Les Éditions de
LEJEUNIA
Liège 1951

5 GRANDES MARQUES
5 GRANDS SUCCÈS EN CULTURE

AGROXONE-LIN	pour le désherbage du lin-fibres
AGROXONE 30	pour le désherbage des céréales, prairies et pelouses
HERBISEL & HERBISEL-AMINE	pour le désherbage des céréales d'hiver, des prairies et des étangs
BRUSHKILLER 245	dernière nouveauté pour le débroussaillement et le dégagement en sylviculture.

Ce sont des produits **SOLVAY-PLANT PROTECTION**
vendus par SELCHIM, S. A. 412, avenue Louise, Bruxelles. - Tél. 48.64.85
Consultez notre Service Technique spécialisé.

Em. & P. BODSON (P. & F.)
6, Quai Saint-Léonard LIÈGE

MICROSCOPES
MONO & BINOCULAIRES
MICROTOMES

BALANCES d'ANALYSES

Téléphone (04) 23.32.05. **Télégrammes - Calibre Liège**

LE PHYTOTRON
de
L'INSTITUT BOTANIQUE
de
L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE

par

R. BOUILLENNE,
Professeur à l'Université de Liège, Directeur du Centre de Recherches des Hormones végétales.

et

M. BOUILLENNE-WALRAND
Sous-Directeur du Centre de Recherches des Hormones végétales

Publié à l'occasion de l'inauguration, à Liège, le 4 novembre 1950, d'un nouveau type de laboratoire nécessaire aux progrès des recherches en Physiologie végétale et en Ecologie expérimentale.

1951

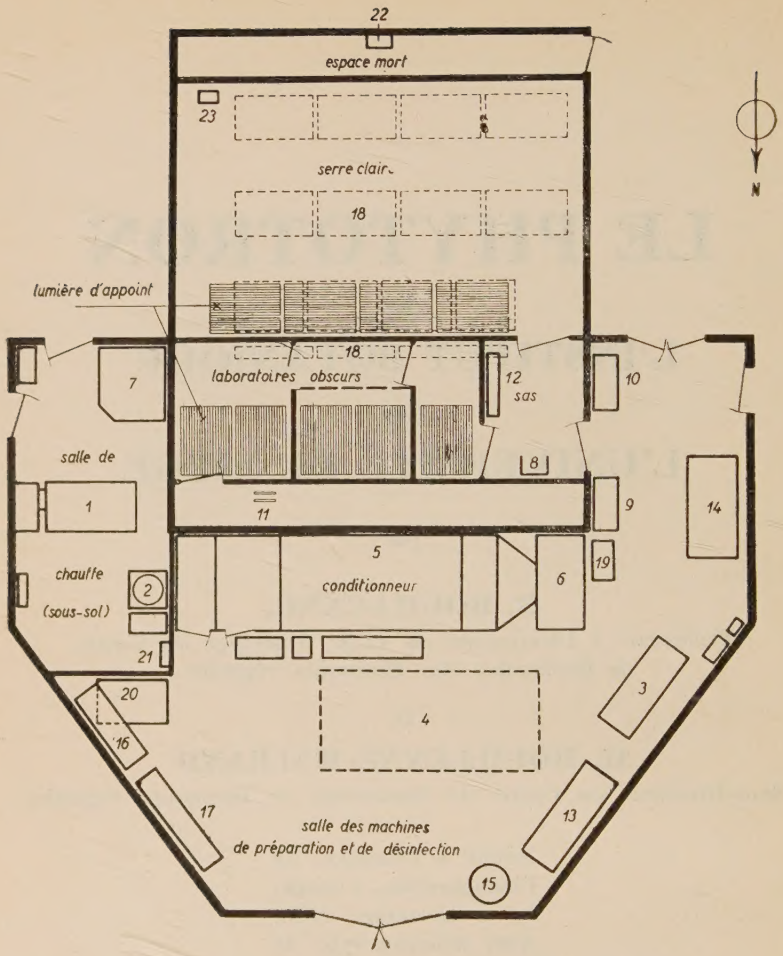


Fig. 1. — Vue en plan schématique du Phytotron.

1. Chaudière
2. Réserve d'eau chaude pour chaudière
3. Compresseur
4. Réserve d'au froide à 4° C
5. Conditionneur
6. Ventilateur
7. Réservoir d'alimentation pour le rideau d'eau sur les vitrages
8. Monte-charge
9. Tableau des contacteurs
10. Tableau enregistreur
11. Thermostat et Hygrostat
12. Tableau de commande des panneaux d'éclairage.
13. Frigidaire
14. Chambre chaude
15. Autoclave
16. Réservoir eau chaude
17. Etagère
18. Bouches de ventilation dans serre et les laboratoires obscurs
19. Agitateur
20. Appareil pour désinfection
21. Echelle d'accès à la chaudière
22. Héliographe
23. Appareils enregistreurs de contrôle (Thermographe, Hygrographe, Barographe).

Le samedi 4 novembre 1950, fut inauguré, en présence du Ministre de l'Instruction Publique, des Autorités académiques, provinciales et communales, ainsi que des représentants de l'Institut pour l'Encouragement de la

Fig. 2. — Vue extérieure du Phytotron, dans le cadre de l'Institut et du Jardin de Botanique de l'Université de Liège.

Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture en Belgique, le premier Phytotron d'Europe, installé à l'Institut Botanique de l'Université de Liège.

Au cours de cette cérémonie, le Phytotron a été remis par le Conseil d'Administration de l'I.R.S.I.A. qui en a permis la réalisation, grâce à une importante subvention, à l'Université de Liège, représentée par Mr. le Recteur Campus et Mr. l'Administrateur-Inspecteur Horion.

Le Phytotron de Liège est un appareillage nouveau conçu d'après les directives d'une installation beaucoup plus vaste réalisée par le Professeur Went, à Pasadena,

dans l'Institut de Technologie de Californie et inaugurée le 7 juin 1949.

Ces appareillages modernes, nécessaires pour les recherches en Physiologie végétale et en Ecologie expérimentale, permettent de cultiver des plantes dans des conditions climatiques déterminées et maintenues constantes.

Ils se distinguent des serres climatisées et des chambres conditionnées en ce que l'on peut y faire régner de multiples climats différents : climats de régions froides, climats tempérés de plusieurs types, climats chauds et humides ou bien chauds et relativement secs. Il existe donc une grande marge de possibilités écologiques qui, une fois fixées, sont automatiquement entretenues malgré les fluctuations de la température extérieure.

Description sommaire du Phytotron.

Le Phytotron comprend essentiellement :

1. Une grande serre claire de 8 m × 3,60 m (Fig. 1, 2 et 3)
2. Trois chambres obscures couvrant une superficie de 8 m × 3,20 m.
3. Un couloir obscur contenant les appareils de contrôle de température et d'humidité.
4. Un sas de 2 m × 1 m commandant l'entrée de la serre

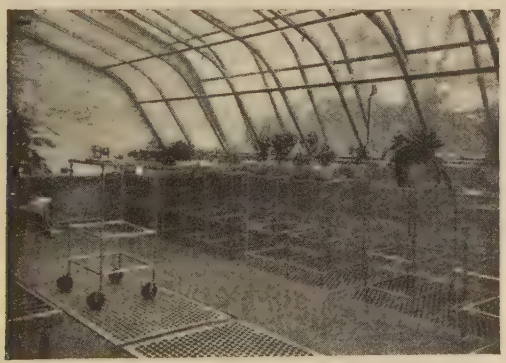


Fig. 3. — Vue intérieure de la serre. On voit le double vitrage, les tables spéciales roulantes et sur le sol, les treillis d'amenée de l'air.

et des chambres obscures et permettant aux travailleurs de revêtir des bottes et des tabliers désinfectés.

5. Une salle des machines dans laquelle sont disposés les appareils de conditionnement et les vannes motorisées (Fig. 4).

Conditionnement de la température et de l'humidité

Le conditionnement d'air est sous la dépendance d'un ensemble technique complexe où fonctionnent en même temps une source de chaleur (chaudière à vapeur

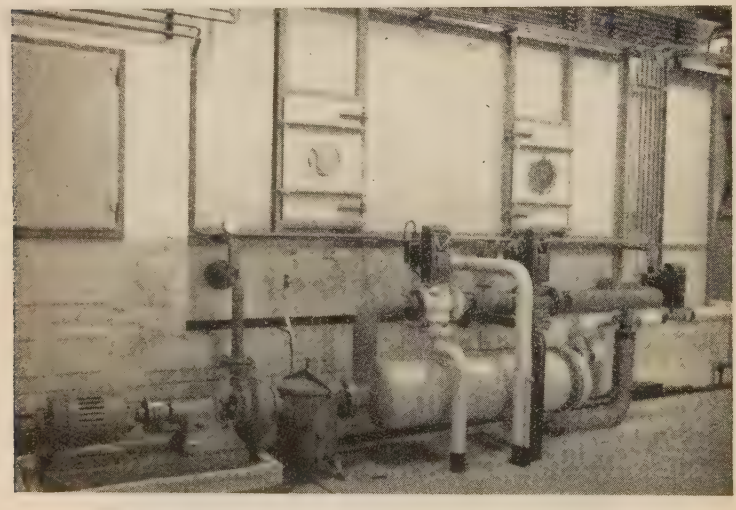


Fig. 4. — Partie du conditionneur; les portes de la chambre d'humidification avec leurs hublots, les diverses vannes motorisées.

basse pression), une source de froid (un compresseur réfrigérant (Fig. 5) et une vaste réserve d'eau froide), un conditionneur proprement dit, comprenant divers circuits. En outre, en hiver, l'air extérieur constitue éventuellement une source supplémentaire de froid.

Si au cours de la journée, la température du local s'élève au-dessus du niveau exigé par l'expérimentateur, par exemple, parce que le soleil réchauffe la serre (c'est

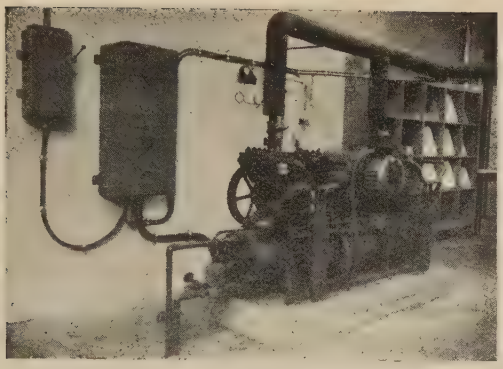


Fig. 5. — Compresseur LEBRUN.

le cas le plus courant en été), le conditionneur refroidit aussitôt automatiquement l'air conditionné.

En hiver, le processus inverse se produit dans le conditionneur si la température du local s'abaisse en-dessous du niveau requis. L'appareil est si sensible et à la fois si souple, qu'il réagit aux moindres variations de l'air et l'atmosphère intérieure garde une température constante à un demi-degré près.

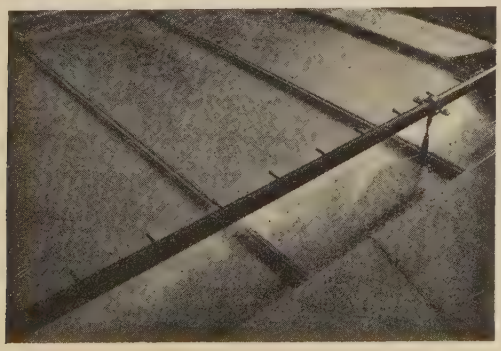


Fig. 6. — Dispositif d'écoulement d'eau froide sur les vitres.

6. Lorsqu'en été, le rayonnement solaire est brusquement intensifié par suite d'une éclaircie dans les nuages, un dispositif spécial est prévu qui permet de déclancher un écoulement d'eau froide sur les vitres (Fig. 6).

7. La teneur de l'air en vapeur d'eau est également réglée par le conditionneur qui comporte une zone humidifiante. L'humidification se fait par lavage de l'air avec de l'eau sous pression, pulvérisée en fines gouttelettes. Selon que l'expérimentation réclame plus d'humidité ou moins, l'air passe ou non par la zone humidifiante du conditionneur.

8. En hiver, la condensation de la vapeur d'eau sur les vitres refroidies par l'air extérieur devait évidemment être évitée si l'on voulait obtenir le maximum de clarté à l'intérieur de la serre, tout en y entretenant une forte humidité. Les constructeurs ont réussi à empêcher cette condensation en entourant la serre d'un manchon d'air maintenu à la température demandée, mais tout à fait sec. C'est pourquoi la serre est à double vitrage (Fig. 3).

9. Les appareils de contrôle sont rassemblés sur deux tableaux qui comportent : l'enregistreur graphique de température sèche et de température humide, les appareils qui commandent l'espace mort, l'écoulement d'eau froide sur les vitres, les vannes motorisées, les interrupteurs « Teco » du compresseur, des ventilateurs et des pompes diverses, les 9 horloges qui déclanchent les 9 circuits d'éclairement. Le fonctionnement de l'installation peut être continuellement suivi par un dispositif de lampes indicatrices, rouges ou vertes, fixées sur chacun des circuits et par la position des aiguilles d'un voltmètre et d'un ampèremètre (Fig. 7).

10. Les conditions extrêmement variables du climat

Fig. 7. Les appareils de contrôle; à dr. enregistreur des températures sèche et humide, en-dessous les lampes indicatrices colorées sur le flanc du tableau les horloges; à g., les interrupteurs « Téco », Voltmètre et Ampèremètre.

de la Belgique ont imposé à nos techniciens l'installation non seulement d'un double vitrage, mais aussi de deux circuits pour la circulation de l'air conditionné : un circuit d'été et un circuit d'hiver qui évite la condensation de l'humidité sur les vitres en contact avec une atmosphère beaucoup plus froide que celle de la serre. On trouvera dans l'exposé de Mr. l'Ingénieur M. Hobin (page 49) les détails techniques de cette réalisation.

Ainsi donc, toutes les températures comprises entre + 18° C. et + 30° C. peuvent y être installées avec des variations ne dépassant pas ± ½ degré, pour des températures externes variant de — 15° C. à + 35° C. Le régime hygrométrique peut-être tenu constant à un niveau déterminé, compris entre 40 % et 95 %, d'humidité relative.

Eclairage

La lumière est distribuable à volonté. D'une part dans la serre, on peut utiliser la lumière naturelle du jour, éventuellement prolongée, si c'est nécessaire pendant les jours courts de l'hiver, par des panneaux mobiles de lumière fluorescente d'intensités diverses (trois régimes); d'autre part, dans les chambres noires, on peut allumer des panneaux porteurs de lampes fluorescentes (trois régimes d'intensité) pendant des durées d'éclairement qui sont commandées par des horloges automatiques, réglables entre quelques secondes et un éclairage continu (Fig. 8).

Fig. 8. — Dans la serre, après la tombée du jour on peut donner un éclairage d'appoint en abaissant des panneaux mobiles munis de tubes de lumière fluorescente.

Les panneaux mobiles ont 1,40 m sur 1 m; ils portent chacun 16 à 18 tubes à fluorescence (A.C.E.C. n° L.F. 40-3.500) et 3 lampes à incandescence dont le rôle

Fig. 9. — Un panneau mobile de lumière fluorescente (16 tubes + 3 ampoules de lumière à incandescence) en voie d'installation.

est d'ajouter des raies rouges au spectre des tubes fluorescents (Fig. 9 et 10).

Ces panneaux sont commandés par des interrupteurs

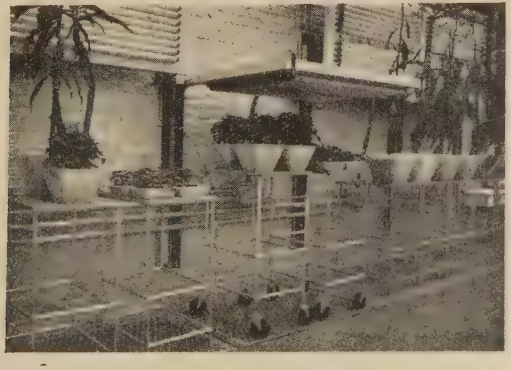


Fig. 10. — Dans la serre, un panneau de tubes fluorescents est abaissé pour un éclairage d'appoint.

extérieurs aux chambres noires et à la serre, qui sont fixés sur un grand tableau avec lampes de sûreté dans le sas.

Dans les chambres obscures du Phytotron, les tubes à fluorescence dégagent peu de chaleur et le balaiement continu par l'air conditionné empêche la chaleur dégagée par les lampes à filaments d'atteindre les plantes placées en-dessous.

La durée de l'éclairement est réglée automatiquement par des horloges qui s'enclenchent pendant un temps qu'on peut fixer (Fig. 7). Il est, par exemple, possible d'éclairer les plantes dans une chambre noire pendant une heure, suivie d'une heure d'obscurité et ainsi alternativement; ou bien d'éclairer huit heures alternant avec seize heures d'obscurité, ou encore d'éclairer plus longtemps, seize heures alternant avec huit heures d'obscurité. Il est possible aussi, par le mécanisme des horloges, de fixer la durée de l'éclairage d'appoint dans les compartiments de la serre claire.

L'intensité lumineuse maximum obtenue ainsi dans chaque chambre obscure est d'environ 15.000 lux à 1 m de distance. On sait que l'intensité solaire, par une claire journée de juin, à midi, dans notre pays, est d'environ 100.000 lux. Une telle intensité n'est pas réalisable actuellement avec les moyens dont nous disposons.

L'intensité lumineuse des serres et chambres noires est commandée par allumage de 1/3, 2/3 et 3/3 des lampes. En plus, comme nous l'avons dit, les plantes peuvent être plus ou moins rapprochées des panneaux lumineux en utilisant le système qui déplace les tablettes des tables (de 1,35 m à 0,30 m).

Nos installations nous ont permis d'obtenir des cul-

tures d'aspect *(couleur, port,* etc...) absolument sain et présentant un développement complet puisqu'en deux mois des grains d'Avoines ont produit des plantes en fructification De même, les semis ont réussi parfaitement (Fig. 11).

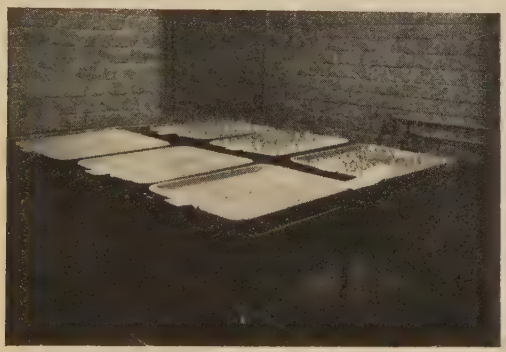


Fig. 11. — Semis de graines dans une des chambres noires.

Circulation de l'air

Un élément essentiel de la vie des plantes cultivées en serre est la circulation de l'air. Beaucoup d'installations très coûteuses ont dû être abandonnées parce qu'on n'y avait pas prévu une circulation suffisante de l'air sur les feuilles.

Les circuits ont été disposés dans le Phytotron de telle manière que l'air passe également avec la même vitesse sur toutes les plantes.

L'air y est en mouvement comme dans la nature; les branches et les feuilles sont agitées et le renouvellement régulier des gaz, autour des cultures, constitue

un réel progrès par rapport à l'atmosphère relativement confinée des serres traditionnelles.

Les cultures sont placées sur des tables spéciales, toutes de même dimension dont le tablier est une sorte de treillis permettant à l'air de passer facilement autour des vases de cultures. Elles sont mobiles (sur roulettes) et de hauteur réglable de manière à pouvoir ou bien déplacer les expériences de la serre vers les chambres noires et inversement, ou bien approcher ou écarter les plantes des sources lumineuses.

Le volume total de l'air en circulation est d'environ 350 m^3. La vitesse normale est telle que le circuit complet se fait deux fois par minute; mais cette vitesse est réglable. Il y a un apport d'air frais également réglable pouvant aller jusqu'à trois mille m^3 par heure. Il passe dans l'ensemble 18.000 m^3 par heure, y compris les 3.000 m^3 d'air frais.

Une fois stérilisé en entier par la technique habituelle de désinfection des locaux, l'air en circulation est maintenu dans un état de propreté suffisante par les moyens suivants :

1. le lavage continuel de l'air dans le conditionneur entraîne dans la cuve une grande partie des poussières et particules en suspension.

2. l'air frais qui entre constamment dans le circuit passe sur un dispositif de filtration.

3. tous les objets entrant dans les chambres, poterie, tables, etc... sont stérilisés préalablement; les graines des plantes elles-mêmes sont désinfectées à l'eau de javel, selon la technique habituelle. Enfin, les travailleurs du Centre revêtent dans le sas, à l'entrée des chambres, des blouses de laboratoires et chaussures désinfectées.

Outillage complémentaire

Un seul type de tables métalliques est en usage dans le Phytotron. La tablette en est constituée d'un treillis qui permet la libre circulation de l'air autour des plantes et peut supporter une charge de 50 kgs.

Les montants des tables sont en tubes d'acier et reçoivent la tablette qui se fixe automatiquement; un système simple d'emboîtement avec tubes plus larges permet d'amener les tablettes à des hauteurs diverses. Toutes les tables sont munies de roulettes en caoutchouc plein. Chaque expérience est donc une unité déplaçable.

Dans la salle des machines sont installés divers appareils qui sont indispensables à l'organisation des expériences :

un autoclave pour la stérilisation du matériel;

une chambre froide à trois compartiments réglables séparément, — 5°, +2° et + 15° C., pour la vernalisation, à laquelle est adjointe une chambre obscure et hermétique, à température élevée : + 26° C. ou davantage;

un appareil d'agitation à vitesse réglable pour la désinfection des graines;

un appareillage de dessication et de traitement par vaporisation du matériel végétal;

des tables de manipulations;

une étagère avec les récipients et matériel de réserve.

Fonctionnement

Le Phytotron a été mis en marche pour la première fois en octobre 1950.

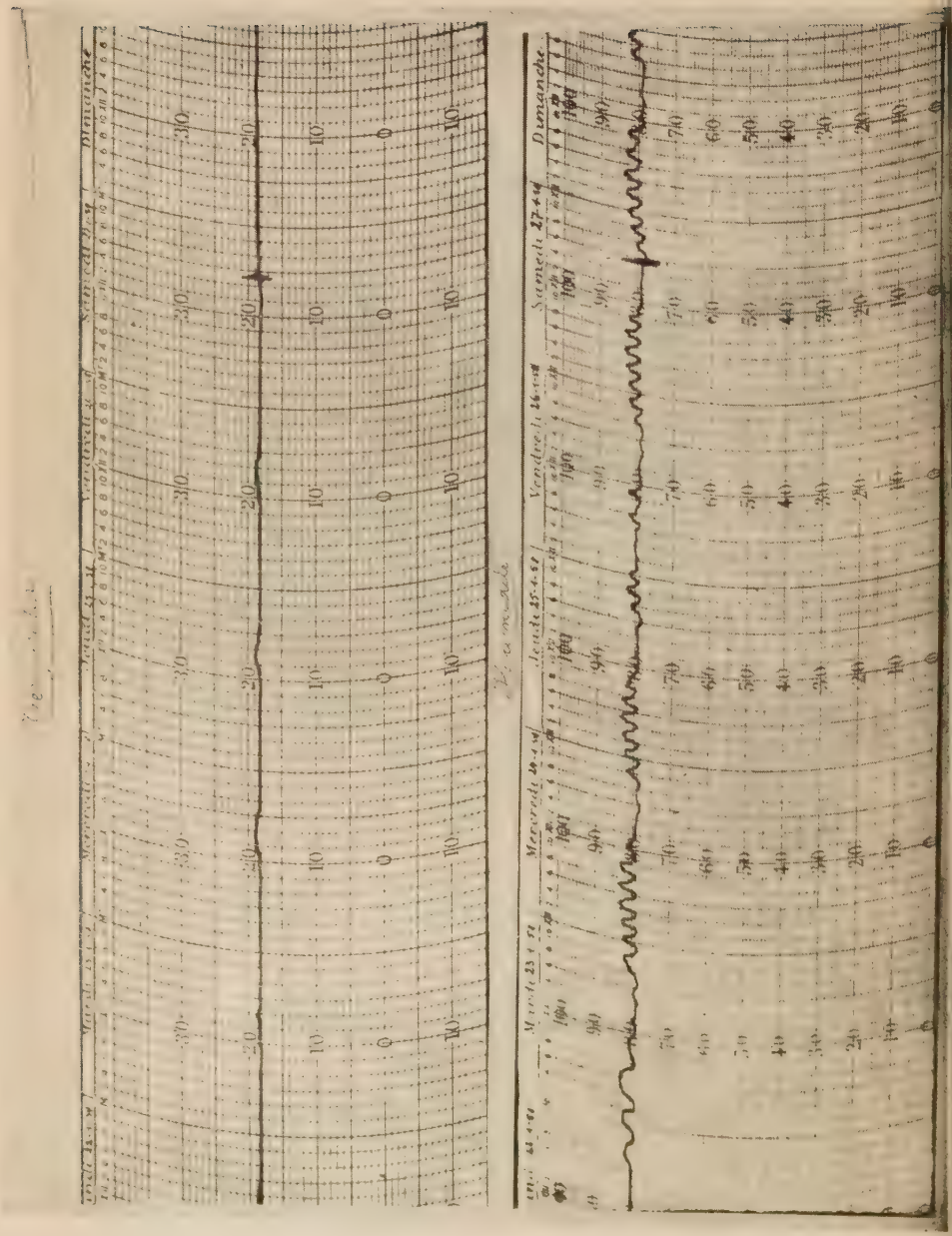


Fig. 12. — Enregistrements contrôles du 22 au 27 janvier 1951.

Les conditions imposées paraissent avoir été satisfaites; mais nous ne pourrons définitivement en être assurés qu'après un an, lorsque les deux régimes de conditionnement : hiver-été, auront été soumis à l'épreuve du climat.

En ce qui concerne le circuit d'hiver, il a fonctionné normalement avec une régularité qui a même dépassé en précision les conditions fixées par nous.

En effet, le cahier des charges établi par Mr M. Hobin porte que les températures de 18° à 30° seront maintenues entre les limites de température extérieures comprises entre — 15° et + 35°. Par un hasard heureux, nous avons connu en cet hiver de 1950 des conditions extrêmes de climat, le thermomètre étant descendu dans les jours de Nouvel-An à — 17,3° C. et au-delà. Le climat artificiel de 19° C. et 85 % d'humidité, installé à ce moment dans le phytotron a été maintenu à 1° C. près.

Mr. R. Noel, Chargé de Recherches au Fonds National de la Recherche Scientifique, a bien voulu organiser un contrôle de la température et de l'humidité dans la serre du Phytotron, au moyen d'appareils enregistreurs de contrôle : Thermographe et Hygrographe.

Les données de ces deux appareils ont été elles-mêmes vérifiées par des observations répétées au Psychromètre à main. Nous donnons à titre d'exemple l'enregistrement de la température et du degré hygrométrique de la serre du 22 au 27 janvier 1951 (Fig. 12).

Recherches rendues possibles grâce au Phytotron

Le problème technique de la culture des plantes en milieu totalement artificiel y compris la lumière avait déjà été proposé par nous en 1939, à propos d'un ensemble de recherches sur la Biologie de la Betterave sucrière auquel collaboraient MM. de Roubaix, Docteur en Chimie et O. Lazar, Docteur en Botanique. Il reçut une solution excellente pour l'époque grâce à une généreuse et compréhensive intervention de la Raffinerie Tirlemontoise qui a décidé d'installer une chambre conditionnée avec éclairage artificiel en annexe à son laboratoire de Recherches sur la Photosynthèse. C'est par le moyen de lampes à incandescence dont les bulbes plongeaient dans des bacs en verre remplis d'eau constamment renouvelée pour empêcher l'échauffement énorme dû à ce genre de lampes que les cultures de Betteraves (en aquiculture) y furent illuminées. Le système était très coûteux, mais il a cependant permis d'obtenir, à partir de semis, des Betteraves adultes, tubérisées normalement et aussi montées en graines. Elle se sont révélées fort intéressantes au point de vue biologique.

Un de nos collaborateurs, Mr. C. Sironval a rassemblé pour le Bulletin Horticole de Liège, (68me année, nouvelle série, vol. V nº 12, 1er décembre 1950), quelques considérations sur les problèmes de Biologie végétale qu'un appareillage moderne tel que le Phytotron permet d'envisager à l'heure actuelle.

Il rappelle d'abord quelques possibilités offertes par le contrôle de la longueur du jour, dont on sait, depuis 1920 (Garner et Allard) qu'elle influence considérablement le développement des plantes et la floraison. Les expériences de Moskov (1940) montrent par exemple que la variété de Chrysanthème « Chrysanthémiste Lyonnet » fleurit rapidement si le jour est de dix heures, mais que, par contre, si le jour est de quatorze heures, les autres conditions étant égales, les fleurs ne se forment qu'après plusieurs mois. En allongeant la durée du jour en septembre, on peut retarder la floraison de ce Chrysanthème et l'amener ainsi à fleurs en temps voulu.

On connaît beaucoup de plantes chez lesquelles la valeur de la longueur du jour est d'une importance capitale pour la mise en fleurs : *Rudbeckia bicolor*, *Kalanchoe Blossfeldiana*, *Hyoscyamus niger*, diverses variétés de Tabac, de Soja, de Xanthium, etc... L'usage du Phytotron doit compléter l'inventaire des diverses espèces suivant leur réaction à la longueur du jour. Ces réactions sont très variables d'une espèce à l'autre, d'une variété à l'autre. Ainsi chez le Fraisier des Quatre Saisons à fruits rouges, les jours longs provoquent la floraison, tandis que chez les Fraisiers à gros fruits, tout au moins ceux étudiés jusqu'ici par les chercheurs hollandais à Wageningen sous la direction du professeur Van Den Muijzenberg, on peut obtenir la mise à fleurs en faisant intervenir des jours courts (Bulletin Horticole, vol. IV, 10 octobre 1949).

Ces recherches relatives à l'action de la durée d'éclairement sur la floraison sont liées à des essais tendant à affecter la forme des feuilles et le port des plantes, ainsi qu'à agir sur la formation des bulbes et des tubercules. Elles peuvent aboutir, non seulement à donner des indi-

cations d'intérêt pratique, mais aussi à nous éclairer sur les modifications qui se produisent dans le chimisme de la plante à la suite du traitement par telle ou telle longueur de jour. Il apparaît notamment que la durée du jour influence chez les plantes le mode d'activité de certains ferments contenus dans les feuilles et, par là, la vie chimique.

Mais on ne peut approfondir ces études sans tenir compte d'un autre facteur : la température ambiante. Lang et Melchers (1943) ont montré que *Hyoscyamus niger*, cultivé à 15°, fleurit, s'il est éclairé pendant au moins dix heures, mais qu'à 30°, il lui faut au moins onze heures de lumière par jour. La différence de température entre le jour et la nuit paraît avoir une grande influence. Chez la Tomate, Went (1944) trouve que la croissance est optimale lorsque la température de nuit est de 17 à 18° C., la température de jour étant de 26° C. De même Troupin (1946) hâte la floraison chez *Mercurialis annua* en administrant une température élevée pendant la nuit. Les recherches récentes indiquent même que, selon la température, la réactivité d'une plante à la longueur du jour peut être complètement inversée. Tout cela justifie largement le contrôle de la température tel qu'il est réalisé dans le Phytotron. Ce contrôle est un puissant moyen d'action dans de nombreux phénomènes.

Chez beaucoup de plantes, la température est décisive aux environs de la germination par ses effets sur le développement ultérieur. La découverte fondamentale dans ce domaine est celle de Lyssenko qui a clairement prouvé en 1927 que les blés d'hiver n'arrivent à fleurir que s'ils ont subi au moment de la germination un traitement par le froid. Chez d'autres plantes que le blé, c'est un

traitement par le chaud qui est décisif. Le traitement par le chaud ou par le froid des plantules (vernalisation) est actuellement d'application relativement courante, mais bien des recherches restent à faire, notamment sur la « transformation » des races de blés d'hiver en blés de printemps et inversement.

La température joue aussi un rôle primordial dans les phénomènes de repos ou de réveil, arrêtant ou activant la croissance. Dans le cas des graines de nombreuses Broméliacées, l'élévation de la température au-dessus de 30° C est indispensable à la germination. Lorsqu'on entrepose des rhizomes de *Gladiolus* à 3° C pendant environ un mois, le réveil des bourgeons est plus rapide qu'après conservation au chaud pendant le même temps. Il en va de même des bourgeons de *Syringa* qui peuvent être d'autant plus aisément réveillés par un traitement chaud (à l'eau chaude) qu'ils ont subi auparavant une période de maturation par le froid. De même encore, au moment où les feuilles de l'année flétrissent, les bulbes de Jacinthe, de Tulipe, d'Iris, etc..., ne contiennent pas d'ébauche de fleur, bien que la plante soit prête à les organiser; la construction convenable de ces ébauches dépend de la température qui règne pendant la période de repos après le flétrissement des feuilles : chez les Jacinthe, il faut dix semaines à 25° 5. chez la Tulipe variété William Copland, trois semaines à 20° C (A. Blaauw, 1924). Les Houx bouturent difficilement si la couche est maintenue en-dessous de 18° C; par contre, à 23°, le bouturage s'avère beaucoup plus facile (M. Bouillenne-Walrand).

Voilà une série de domaines dans lesquels le Phytotron doit faciliter des recherches systématiques dont on peut

espérer des résultats pratiques intéressants. Il en existe bien d'autres qui s'ouvriront sans doute dans l'avenir. Ainsi, au fur et à mesure qu'il deviendra possible de contrôler et d'imposer la mise à fleurs à un moment prédéterminé, certains croisements qui s'avéraient autrefois impossibles parce que la floraison des deux parents ne pouvait être contrôlée, pourront être réalisés. En même temps que s'affirmeront nos connaissances, l'importance d'agents extérieurs encore mal connus apparaîtra sans doute progressivement plus nettement, par exemple la qualité de la lumière (voir à ce sujet les belles recherches de notre regretté Collègue Funke, publiées de 1936 à 1948) ou le degré d'humidité.

L'utilisation du Phytotron fournira aux praticiens des données relatives aux meilleures conditions de culture des plantes qui les intéressent. La tâche est vaste qui doit aboutir à indiquer comment il faut s'y prendre pour provoquer la floraison ou la retarder; modifier l'aspect de la plante dans tel ou tel sens; provoquer la formation des bulbes; agir sur la vitesse de germination ou de réveil des bourgeons; améliorer le bouturage et peut-être la greffe. D'autant plus, qu'il s'y ajoute l'étude des modifications du chimisme en relation avec ces phénomènes.

Cérémonie de l'Inauguration

L'achèvement de la construction du Phytotron et la délicate mise au point, en Belgique, de cet appareillage complexe, peuvent être considérés comme un évènement scientifique d'importance. Il y a lieu d'être très satisfait de la manière dont il a répondu aux premiers essais. Ainsi donc, grâce à la généreuse intervention de l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture et à la claire vision que le Conseil d'Administration de cette Institution a des nécessités de l'agriculture moderne, les techniciens belges ont doté l'Université de Liège d'un incomparable instrument de travail.

Il est la réalisation d'espoirs qui, en 1945, paraissaient chimériques aux travailleurs de l'Institut de Botanique de Liège, qui se débattaient parmi les ruines des laboratoires et des serres dévastés par les V 1 allemands. La perte de tout ce qu'avait accumulé le siècle précédent, en collections, en appareils, en documents, etc..., est pratiquement irréparable. Mais, la recherche scientifique ne sera pourtant pas arrêtée puisque l'expérimentateur peut maintenant aborder en Belgique les problèmes qui se trouvent à la pointe du progrès.

* * *

La cérémonie d'inauguration qui s'est déroulée le 4 novembre 1950, en présence de près de 400 personnes, était présidée par Mr. Campus, Recteur de l'Université de Liège.

Mr le Recteur ouvrit la séance par quelques mots excellents. Il accueillit les représentants de l'I.R.S.I.A., qui a décidé de financer la construction du Phytotron du Centre de Recherches des Hormones végétales à l'Université de Liège. Il souhaite la bienvenue à Mr. P. Chouard, Professeur de Biologie végétale au Conservatoire des Arts et Métiers à Paris et Membre du Comité de Direction de la Revue Horticole de France.

Il se réjouit, en tant qu'ingénieur lui-même, de l'heureuse collaboration qui s'est manifestée entre la science pure et la science appliquée et insiste sur l'importante nécessité d'aider l'agriculture et l'horticulture à obtenir une augmentation des rendements appropriés aux besoins alimentaires du monde.

Mr. L. Henry, Directeur de l'I.R.S.I.A., remit le Phytotron à l'Université de Liège.

Ensuite, Mr P. Chouard, Professeur de Biologie végétale au Conservatiore des Arts et Métiers à Paris, dans une superbe allocution montra la valeur des appareillages de grande précision, comme le Phytotron, dans l'expérimentation moderne en biologie végétale et s'attacha principalement à montrer l'importance scientifique et économique d'un nouveau chapitre de la botanique : celui des Hormones végétales qui étudie de plus en plus profondément les mécanismes du développement et de la croissance.

Mr. P. Chouard, passant aux points de vue des applications pratiques utilisables en agriculture et en horticulture, montra éloquemment que la connaissance des mé-

canismes de la croissance et du développement aura une répercussion profonde dans un très proche avenir et constituera une révolution aussi importante que celle qui fut apportée au siècle dernier par la grande industrie métallurgique.

Puis, Mr le Professeur R. Bouillenne, fit un bref exposé des étapes de la construction du Phytotron et Mr M. Hobin, Ingénieur, en exposa la description technique.

* * *

Discours de Mr Louis HENRY,

Directeur de l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique dans l'Industrie et l'Agriculture.

Messieurs les Ministres,
Monsieur le Consul général de France,
Monsieur le Gouverneur de la Province de Liège,
Monsieur le Bourgmestre de la Ville de Liège,
Monsieur le Recteur,
Monsieur l'Administrateur,
Messieurs les Doyens de Facultés,
Mesdames, Messieurs,

Je suis heureux, à l'occasion de l'inauguration de l'ensemble conditionné (serre et chambres noires), de pouvoir préciser les raisons qui ont incité le Conseil d'Administration de l'I.R.S.I.A. à voter l'important subside qui a permis sa réalisation.

Les travaux qui seront réalisés grâce à ce nouvel instrument de recherche, par l'Ecole du Professeur Bouillenne et dont Monsieur Bouillenne vous entretiendra, peuvent, à première vue, paraître d'application peu immédiate et, de ce fait, sortir du cadre des interventions de notre Institut.

Je crois cependant qu'il n'en est rien et que l'action de l'I.R.S.I.A. doit s'étendre à un domaine toujours plus vaste.

Il semble qu'il existe trop, dans notre pays, une tendance à considérer l'intérêt immédiat, le rendement rapide; nos Universités sont bien placées pour le savoir.

Trop souvent se manifeste une tendance à vivre au jour le jour !

Trop souvent les solutions immédiates, les plus faciles d'ailleurs, sont proposées et appliquées sans tenir compte de leurs répercussions futures.

Dans les circonstances économiques particulièrement difficiles que traverse notre pays, il importe de préparer l'avenir en utilisant au maximum les ressources d'intelligence qui sont à notre disposition; il importe de constituer une réserve d'hommes de science et de connaissances scientifiques : c'est notre ressource la plus importante, notre patrimoine le plus précieux. Sans elle, il nous sera impossible de nous réajuster aux circonstances difficiles qui commencent déjà à nous presser de tous côtés.

L'I.R.S.I.A. s'est attaché dès sa création à enrichir ce patrimoine, à donner à nos chercheurs, qu'ils soient attachés à nos hautes écoles ou aux laboratoires industriels, les possibilités de travailler avec les moyens matériels les plus efficaces.

Sans perdre de vue les réalisations immédiates, nous

avons voulu donner aux recherches entreprises, un cadre très large, nécessitant un travail d'école et impliquant aussi la poursuite de recherches plus vastes et plus fondamentales.

Ces travaux de base ont fréquemment nécessité l'achat d'appareillage important : la serre conditionnée qui vient d'être construite à Liège est un exemple, parmi beaucoup d'autres, de cette politique à longue échéance que poursuit notre Institut.

Il est clair qu'un tel programme ne peut se développer ni porter ses fruits que si la dotation de l'Irsia est suffisante. L'importance nationale de la tâche qui nous est dévolue, ne nous permet pas de vivre dans la médiocrité. Sa réalisation n'est possible que si l'on comprend pleinement l'importance économique fondamentale de la recherche appliquée et la nécessité de la développer sans interruption ni restriction. Les chefs d'école qui acceptent de collaborer à cette œuvre et qui mettent à notre disposition toutes les ressources de leur intelligence et de leur talent, partagent avec nous la lourde responsabilité que nous a confiée le pays.

Je sais que dans ce domaine, nous pouvons compter sur l'entière et fructueuse collaboration de Monsieur Bouillenne, de Madame Bouillenne et de tous les travailleurs du Centre. C'est en pleine confiance, qu'au nom de l'I.R.S.I.A., je leur remets la nouvelle serre conditionnée.

* * *

Discours de Mr. Pierre CHOUARD

Professeur de Biologie végétale au Conservatoire des Arts et Métiers à Paris
Membre du Comité de Direction de la Revue Horticole de France

J'ai été particulièrement sensible à l'amitié que m'a témoignée le Professeur Bouillenne en me conviant à prendre part à l'inauguration du Phytotron de l'Université de Liège. Je tiens à vous apporter d'abord le salut des Botanistes français et de la Société Botanique de France qui m'a prié de la représenter auprès de vous tous.

Peu d'instruments semblables à celui que nous inaugurons existent dans le monde. Le premier en date, le prototype en quelque sorte, est l'ensemble de serres et de salles conditionnées créées par le Professeur Went à Pasadena en Californie. Il y a deux ans, je voyais cette installation en cours d'achèvement : elle devait coûter plus de 400.000 Dollars. Quelques mois plus tôt j'avais vu aussi les fondations du groupe de serres conditionnées du professeur Melchers à Tubingen. Aujourd'hui, c'est l'achèvement de l'appareillage créé à Liège. Vous pouvez avoir la certitude que ce que vous avez réalisé ici est un objet rare et extrêmement précieux pour les recherches scientifiques.

Il m'a été demandé de vous rappeler la signification scientifique et économique de ce Phytotron. A vrai dire, vous connaissiez déjà la portée de cet instrument puisque vous avez résolu de le créer. Je veux pourtant répondre à l'invitation qui m'a été faite en vous montrant, parfois sous un jour un peu personnel, dans quelles perspectives s'insère votre entreprise.

Votre projet se rattache au *développement des études sur les hormones végétales*. Revoyons un instant la portée de ce chapitre de la physiologie des plantes :

Qui eût pu soupçonner il y a un demi siècle ce qui allait sortir comme application, des recherches de science pure qui s'accomplissaient alors sur le problème du phototropisme ? Vous connaissez cette propriété des plantes en croissance qui se tournent vers la lumière lorsqu'elles sont éclairées de côté. C'est un phénomène curieux mais qui n'a, pour ainsi dire, aucune application agricole. Néanmoins, de 1880 à 1930 environ, pendant 50 ans, il a été l'occasion de recherches physiologiques qui présentaient un grand intérêt théorique, car on avait la certitude d'être sur le chemin de la découverte de substances spéciales assurant des corrélations entre parties différentes de l'organisme végétal, substances que l'on appelle maintenant des Hormones. Les résultats de ces recherches ont paru enfin dans toute leur clarté en 1934. A ce moment, à la suite des travaux du chimiste Kögl, du physiologiste Went, travaux auxquels notre ami M. Bouillenne avait pris une part importante, on acquérait enfin la connaissance complète de l'existence d'une hormone végétale extractible à l'état de pureté : l'Auxine. Cette substance avait pour propriété fondamentale et apparemment unique, d'exciter l'élongation des cellules jeunes des plantes et de déterminer ainsi la forme définitive des organes végétaux. C'est cette substance qui, détournée par l'éclairement latéral, entraîne la courbure phototropique. A son modèle, d'autres hormones étaient pressenties, et l'on pouvait s'attendre à voir la physiologie végétale se développer ensuite par la

découverte d'autant d'hormones spécifiques qu'il existe d'actions organogènes distinctes.

Mais ces moments de clarté simplificatrice sont toujours brefs dans la science et font place bientôt à une multitude de faits complexes beaucoup moins clairs et beaucoup plus proches cependant de la réalité.

En 1935, au Congrès International de Botanique à Amsterdam, M. Bouillenne se souvient des discussions aussi passionnées qu'amicales auxquelles il participa et d'où résulta la connaissance du fait, alors stupéfiant, que l'auxine et les substances qui lui ressemblent, exercent une action puissante pour stimuler la multiplication cellulaire, la formation des racines, et bien d'autres activités diverses de la vie de la plante. Elles se montrent en quelque sorte le « maître Jacques » de la biologie végétale. Plus nous allons, plus nous nous apercevons d'ailleurs que leur action multiforme s'associe avec celle d'une multitude d'autres substances et d'autres conditions.

Mais voici le phénomène encore plus remarquable auquel nous assistons dans cette courte période de 15 ans qui vient de s'écouler depuis le Congrès d'Amsterdam : Nous sommes entrés, sans même attendre la solution des problèmes physiologiques posés, dans l'ère des applications pratiques. Les auxines sont devenues, dès 1937, d'un emploi courant pour favoriser le bouturage des plantes difficiles à multiplier. Puis surtout, pendant la guerre, la sensibilité sélective des diverses espèces de plantes aux auxines, et mieux encore à des substances chimiques de synthèse créées à leur modèle, a permis de donner une solution inattendue au problème du désherbage sélectif des cultures de céréales et des prairies. Cette application était absolument imprévisible à l'origine des re-

cherches sur le phototropisme; elle n'est pourtant que l'une des nombreuses applications que l'on connaît ou que l'on pressent. Cette seule application, et dans un seul pays comme la France, représente un chiffre d'affaires de l'ordre d'Un Milliard de francs français et provoque une augmentation des récoltes dont la valeur est, au minimum, de 10 Milliards de francs français par an. Une telle somme représente, pour une seule année et dans un seul pays, de quoi payer les salaires et les dépenses de recherches d'une centaine de savants pendant un siècle ! On voit ainsi qu'il n'y a aucune mesure entre l'augmentation de productivité du monde et les dépenses faites pour les recherches scientifiques.

L'exemple du phototropisme et des hormones du groupe des auxines nous introduit dans ce qu'on peut appeler la « *nouvelle physiologie* » : celle que j'appelle encore volontiers des « mécanismes régulateurs du développement » ou encore des « facteurs de stimulation et d'inhibition ». Cette physiologie moderne ne fait point disparaître l'intérêt des données classiques sur la physiologie de la nutrition à laquelle nous devons notamment la technique d'emploi des engrais. Mais elle ajoute à cette physiologie classique une multitude de données nouvelles où nous voyons intervenir des facteurs chimiques ou physiques agissant à doses infimes pour provoquer des actions électives d'une très grande puissance.

Les principaux chapitres de cette physiologie de la croissance et du développement peuvent être brièvement retracés ainsi, de l'origine à la fin de la vie de la plante :

Nous voyons d'abord les phénomènes de la germination avec ses facteurs de stimulation, et le singulier assor-

timent des facteurs d'inhibition qui provoquent les diverses sortes de dormance des graines. Certains de ces facteurs s'apparentent directement aux anti-biotiques.

Vient ensuite la croissance des organes jeunes de la plante : tige, feuilles, racines. C'est là qu'interviennent à chaque instant les hormones du groupe des auxines. En même temps se manifeste la multiplication cellulaire dans les points végétatifs, élaborant de nouveaux tissus et de nouveaux organes. Les facteurs de l'organogénèse représentent la part la plus controversée, la plus passionnante peut-être, de la physiologie moderne. Les éléments de la nutrition intervenant en grande masse, tels que les sucres et les protéines, ceux que j'appelle volontiers les éléments « macrotrophiques », jouent certes un rôle important; mais le rôle dirigeant dans l'organogénèse semble dévolu à des facteurs agissant à très petites doses, que j'appelle volontiers « microtrophiques ». Les uns sont sans doute des hormones spécifiques, des « facteurs mobiles » comme dit souvent M. Bouillenne; d'autres sont des facteurs « fixés », c'est-à-dire des constituants ou des structures de la cellule capables de répondre ou non aux excitations provoquées par les hormones. Vitamines et diastase interviennent à chaque instant dans la série complexe de ces relations d'où résultent finalement les organes des plantes tels que nous les voyons. Dans chaque cas particulier, un seul de ces facteurs est souvent au minimum, c'est-à-dire qu'en agissant sur ce facteur là, on provoque ou empêche tel phénomène de l'organogénèse. Et si l'on ne se défiait pas de la diversité des faits naturels, on pourrait prendre successivement chacun des facteurs ainsi décelés pour l'unique facteur

organogène, alors que le phénomène résulte de la somme harmonieuse d'une multitude de facteurs.

Ajoutons encore à cette liste les phénomènes de corrélation où nous voyons par exemple la croissance des bourgeons dépendre les uns des autres, et les phénomènes de dormance et d'inhibition des bourgeons, qui sont si importants pour la pratique du verger.

Passant ensuite de la croissance au développement des plantes, c'est-à-dire au changement de l'état végétatif à l'état reproductif, nous notons les phénomènes principaux de la vernalisation, du photopériodisme et du thermopériodisme qui se révèlent aussi fondamentaux pour la productivité des récoltes que les engrais et l'amélioration génétique, et par lesquels se traduit dans la pratique agronomique la complexité des influences du climat.

Dans chacun des chapitres de la physiologie nouvelle que nous venons ainsi d'énumérer, nous voyons donc le milieu extérieur, sol et climat notamment, intervenir en déclenchant de subtils mécanismes internes de la plante. Par ces mécanismes, l'écologie expérimentale se rattache indissolublement à la physiologie moderne. Mais on voit en même temps la nécessité d'un nouveau matériel expérimental pour aborder ces nouveaux problèmes.

Dans le domaine de la physiologie moderne, la recherche doit être poursuivie dans des conditions physiques et chimiques rigoureusement définies et contrôlées. On sait que la règle habituelle de l'expérimentation consiste à maintenir tous les facteurs constants, sauf un que l'on fait varier et dont on étudie les conséquences propres. Mais ici, la constance des autres facteurs, la définition et le

contrôle rigoureux de celui que l'on prend comme variable, ont une importance considérable : il est facile de citer de nombreux exemples des troubles qu'apportent, dans la réponse des plantes, de petites différences dans les conditions écologiques.

Par exemple, la courbure phototropique montre ce que peuvent produire des stimulations très petites. Si l'on éclaire une plantule d'Avoine tenue jusque là à l'obscurité par un éclairement latéral très peu intense : quelques Lux, et très court, quelques fractions de seconde, on observera, pour de petites variations croissantes de cette excitation lumineuse, d'abord une courbure positive vers la lumière, puis une courbure négative en sens opposé, puis une courbure positive, puis une courbure nulle, puis enfin une courbure constamment positive pour des intensités encore croissantes d'excitation; c'est dans cette dernière zone que se situent habituellement les expériences pratiques sur le phototropisme, mais on voit combien la réponse peut être troublée lorsqu'un rai de lumière parasite pénètre dans une enceinte obscure.

Autre exemple encore : Si l'on place des Sojas *Biloxi* dans les conditions de 8 h d'éclairement et 16 h de nuit, ces plantes sont très rapidement mises à fleurs. Mais il suffit d'interrompre la nuit en son milieu par quelques minutes, même quelques secondes, d'un éclairement intense, pour suspendre totalement la mise à fleurs, aussi énergiquement que l'aurait fait la mise en place de ces Sojas dans un éclairement continu totalement privé de nuit.

D'autres fois encore, c'est une simple variation, même très petite, d'un facteur ayant déjà une forte intensité, par conséquent c'est une variation relative très

petite de l'un des facteurs, qui suffit à déclencher un retournement des réponses de la plante. C'est ainsi que le *Xanthium pennsylvanicum* est rapidement mis à fleurs lorsqu'il reçoit jusqu'à 15 h ou 15 h ½ d'éclairement par jour, mais à cette limite il suffit d'un quart d'heure de plus d'éclairement pour que la mise à fleurs soit indéfiniment différée.

C'est encore certaines espèces de *Rudbeckia* que nous voyons se comporter comme des plantes de jours longs ne fleurissant qu'en jours longs et nuits courtes lorsque la température n'est pas très élevée; mais pour un ou deux degrés de plus, la plante se comporte comme « indifférente » ou même de jours courts, capable de fleurir en nuits longues. — C'est encore le cas de certaines variétés américaines de Tomates étudiées par Went, chez lesquelles la nouaison des fruits dépend dans certains cas d'une petite variation quotidienne de la température. Aux environs de 25° C ou au-dessus, les fruits ne nouent point si la température est constante, mais quelques heures d'abaissement de 2 ou 3° C. suffisent à permettre la nouaison et par conséquent la fructification et la récolte.

Tous ces exemples montrent donc l'importance fondamentale qui s'attache désormais à posséder des enceintes où tous les facteurs physiques et chimiques du milieu sont rigoureusement contrôlés, maintenus constants ou variables à volonté et dans les limites que l'on désire. Aucun facteur ne peut être omis d'une telle régulation. Le constructeur est obligé de s'attacher à la fois au contrôle de la température, de la lumière, de l'humidité, de la composition et du renouvellement de l'air, de l'irrigation, de la composition des solutions nutritives, etc... etc...

Les conséquences qui peuvent être attendues des recherches que permet d'entreprendre un tel appareillage, découlent de tout ce qui précède. Ce sont d'abord une moisson de découvertes théoriques qui vont pouvoir être acquises en physiologie, en chimie biologique, en écologie expérimentale; nous allons pouvoir démonter chacun des mécanismes de la croissance et du développement des plantes. Mais les conséquences pratiques dépassent sans doute encore l'intérêt des découvertes théoriques, ou plutôt les précèdent souvent dans une certaine mesure : Je ne mentionnerai que d'un mot quelques unes des applications pratiques de la physiologie moderne parmi celles qui sont déjà acquises :

— Emploi des hormones pour le bouturage, le marcottage ou la transplantation des végétaux de multiplication difficile;

— Emploi des auxines pour la parthénocarpie ou obtention de fruits sans pépins; cette application est parfaitement au point pour les Tomates, en attendant de le devenir pour d'autres végétaux;

— Emploi des auxines contre la chute prématurée des fruits, qui déjà joue un rôle considérable dans l'augmentation des récoltes de Pommes;

— Emploi des auxines pour la maturation des fruits amylacés tels que Pommes et Bananes au fruitier;

— Emploi des auxines pour le retard au débourrement des bourgeons; cette application n'est pas encore entrée dans le domaine pratique pour protéger les vergers contre les gelées de printemps, mais cela ne tardera guère sans doute. Déjà la mise au repos des tubercules de Pommes de Terre se fait avec plein succès par l'emploi de ces hormones;

— La floraison elle-même est, dans certains cas contrôlée par les auxines ou par les anti-auxines : provoquée par exemple chez les Ananas, retardée dans beaucoup d'autres cas.

Le désherbage sélectif constitue, comme nous l'avons vu, l'application présentant à l'heure actuelle la plus grosse importance économique dans l'emploi des auxines ou de leurs succédanés.

On peut envisager des progrès dans la stimulation des semences, dans les pratiques de la taille des arbres fruitiers, et dans bien d'autres domaines où les expériences de laboratoire sont prometteuses de prochains succès agronomiques.

Dans les domaines autres que celui des auxines, nous notons déjà l'emploi pratique du photopériodisme pour avancer ou retarder les floraisons à peu de frais, par exemple pour les Chrysanthèmes que l'on peut ainsi mettre à fleurs en toute saison. La vernalisation transforme les céréales d'hiver en céréales de printemps si le besoin s'en fait sentir. Le thermopériodisme est d'un emploi capital pour toutes les pratiques du forçage; on sait le parti qu'en ont tiré les Hollandais pour mettre au point une technique d'obtention de bulbes les plus parfaits prêts à fleurir exactement à la date désirée.

Il est bien entendu impossible de décrire à l'avance, comme le ferait un prophète, les applications à venir. On peut cependant émettre quelques pronostics probables : Ne voyons-nous pas par exemple, la physiologie des auxines interférer avec la physiologie des virus où même avec celle de la cancérisation dans les cultures de tissus ? Ne voyons-nous pas l'éventuelle possibilité de nouvelles

méthodes de désherbage sélectif lorsque nous aurons été capables de commander chimiquement les différences dues au photopériodisme, par exemple pour dissocier la croissance de la Betterave sucrière et de sa mauvaise herbe, la Chénopode, plante de la même famille, plus résistante que la Betterave aux désherbants actuellement connus, mais répondant aux journées courtes par une floraison immédiate suivie de mort à l'état extrêmement nain de 2 ou 3 cm de haut, tandis que la Betterave au contraire persiste dans l'état végétatif favorable à l'accumulation du sucre.

Je ne puis pas oublier non plus que dans le laboratoire de M. Bouillenne comme dans le mien, sur des plantes bien choisies certes, il a été possible, par des traitements convenables aux auxines, de faire pousser n'importe quel organe sur n'importe quel point d'une plante et à n'importe quel moment, par exemple des bourgeons ou des racines ou une tumeur à volonté, à la pointe ou sur une languette latérale coupée dans une feuille. On peut encore envisager qu'il deviendra possible de modifier à volonté la stature des plantes par l'emploi de doses microscopiques de substances actives ou de facteurs physiques appropriés, par exemple il n'est pas interdit de penser à la nanification des pieds de Tomates pour éviter la dépense des tuteurs et rendre leur culture aussi simple que celle des Choux. On peut penser aussi à l'excitation des Blés au tallage pour économiser les semences, à l'augmentation du rendement des Betteraves, au retard des Epinards à la montée à fleurs pour augmenter la récolte des feuilles.

Bien sûr, toutes ces suggestions ne sont aujourd'hui

que des utopies; mais quand on voit la liste des applications qui se sont déjà développées depuis moins de 15 ans, on peut penser qu'une partie notable de ces utopies sera incorporée dans la pratique agricole d'ici peu de dizaines d'années.

Telles sont les conséquences pratiques que l'on peut attendre des découvertes pour lesquelles l'appareil que nous inaugurons aujourd hui est un instrument rigoureusement indispensable.

Du point de vue théorique, nous savons bien que si nous pénétrons davantage dans la connaissance des mécanismes de la croissance et du développement, nous n'aurons pas pour autant trouvé le secret de la vie et mis un point final aux recherches biologiques. Le monde vivant est devant nous comme une forteresse dont le donjon central est peut-être impénétrable, mais dont nous avons au moins à prendre successivement les clés des nombreuses portes qui commandent les remparts, les lices et les courtines. C'est d'ailleurs tout ce mécanisme périphérique des activités biologiques qui nous permet d'intervenir de mieux en mieux à notre gré dans la pratique de l'Agriculture.

La connaissance de ce mécanisme va constituer, j'en suis certain, dans le demi-siècle qui s'ouvre devant nous, une véritable révolution au moins aussi importante que celle qui s'est accomplie au siècle dernier dans le monde de l'Industrie. C'est l'abaissement des prix de revient par une productivité croissante; c'est la lutte contre la famine, et la certitude que nous n'avons pas à nous renfermer dans un malthusianisme destructeur. Les perspectives de l'abondance nous imposent d'ailleurs d'imaginer

les débouchés aux surplus des productions agricoles. De même l'introduction des techniques scientifiques de plus en plus raffinées dans l'agriculture vont obliger l'agriculteur à s'entourer des conseils d'un ensemble de techniciens et de spécialistes, en même temps que lui-même devra être dans la nation l'une des sortes d'hommes les plus cultivés et les plus ouverts au progrès. Seuls les agriculteurs qui entreront dans cette voie subsisteront dans la concurrence pour les meilleurs prix de revient.

Dans ces perspectives, l'agriculteur ne perdra pas cependant ses caractères originaux d'un mode de vie qui implique la variété continuelle des activités, l'attention individuelle de l'œil du maître et la défense attentive contre des risques toujours renaissants.

L'agriculture renovée grâce aux découvertes scientifiques restera le réservoir de l'énergie des nations en même temps qu'elle assurera un développement croissant du bien-être de tous.

* * *

Discours de Mr. R. BOUILLENNE

Professeur, Directeur de l'Institut et du Jardin Botanique de l'Université de Liège et Directeur du Centre de Recherches des Hormones Végétales (I.R.S.I.A.)

Notre Collègue et ami, le Professeur Chouard a bien voulu venir de Paris nous dire comment il conçoit, à l'heure actuelle, l'expérimentation en Physiologie végétale; son opinion est pour nous d'un grand poids. Ses travaux personnels révèlent une vision particulièrement claire et

large des problèmes biologiques et il m'est agréable de dire ici combien sa personnalité s'est tout récemment imposée au VII[e] Congrès International de Botanique à Stockholm.

On peut dire vraiment qu'en Physiologie végétale et en Ecologie expérimentale, les recherches en sont arrivées au stade où l'on ne peut plus espérer de progrès importants si l'on ne dispose pas d'un appareillage qui permette de dégager les plantes des variations du milieu dans lequel elles vivent, fleurissent et fructifient, afin de découvrir quels sont les mécanismes biologiques qui leur sont propres, quelles sont les actions de leurs hormones de croissance, de floraison, etc... Il faut arriver à fixer les divers facteurs du milieu et les maintenir constants quelles que soient les conditions extérieures : hiver, été, nuit, jour, intensité et qualité de la lumière, durée de l'éclairement; il faut créer dans une enceinte appropriée un climat déterminé.

Mais, il ne s'agit pas seulement de « climatiser » une enceinte en diverses sortes de climats; il doit rester possible d'y réaliser deux choses, d'une part, isolant chacun des facteurs, le faire varier de manière précise et analyser comment il agit sur la croissance et le développement des plantes, d'autre part, combinant plusieurs d'entre eux, moduler des variations de manière, par exemple, à obtenir des journées froides avec des nuits chaudes, etc... tout cela afin de trouver quels sont les niveaux d'activité des facteurs du milieu sur la végétation car, dans beaucoup de cas, nous manquons d'informations fondamentales scientifiquement établies, pour donner à l'horticulture et à l'agriculture des moyens d'augmenter les rendements au delà de ce que l'on obtient par la sélection.

Depuis des années, les physiologistes de tous pays formaient des vœux pour qu'un tel appareillage puisse un jour être mis à leur disposition. Ce n'est qu'assez récemment que la fondation Earhart, aux Etats-Unis, a consacré 407.000 Dollars (plus de vingt millions de francs belges) pour la construction d'un ensemble de serres et de chambres noires conditionnées chacune de manière différente. Cet ensemble a été inauguré le 7 juin 1949 à Pasadena dans le cadre de l'Institut de Technologie de Californie et a reçu le nom de « Phytotron » proposé par Millikan, en comparaison avec le Cyclotron qui remplit en physique à peu près la même fonction d'activation que le « Phytotron » en biologie végétale.

Le « Phytotron » imaginé à Pasadena par le Professeur Went est extrêmement perfectionné et marche à merveille. Il n'a pu être établi sans expériences préliminaires et il faut retourner 17 ans en arrière pour trouver la première réalisation de serres conditionnées par le Docteur Eversole à Pasadena qui, à titre privé, s'efforça en d'innombrables essais, partiellement infructueux, d'établir les principes impliqués dans le conditionnement d'une serre à Orchidées. On considérait alors que le conditionnement d'une serre utilisant le soleil comme source de lumière était impossible. Le Docteur Eversole obtint un tel succès qu'il entrevit, par une remarquable intuition, tout ce que ce perfectionnement technique pouvait apporter au progrès des Sciences végétales.

C'est avec la collaboration du Docteur Eversole que le « Phytotron » de Pasadena a été réalisé par le Professeur Went et par des Ingénieurs spécialisés dans le conditionnement d'air en Amérique.

Le « Phytotron » que nous avons conçu est beaucoup

plus modeste et coûte infiniment moins cher : mais il correspond aux désiderata que nous avons fixés au départ. Il comporte une grande serre conditionnée à double vitrage éclairée par la lumière du jour et disposant pour prolonger la durée d'éclairement de grands panneaux de lumière fluorescente ; trois chambres noires conditionnées exactement au même régime climatique que la serre et pouvant être éclairées artificiellement en intensité et durée règlable automatiquement.

C'est à cela que se sont attachés pendant plusieurs mois les spécialistes de conditionnement que nous avons consultés : MM. Hobin, Eustaze et Collard. La difficulté de notre problème a fait hésiter ces Ingénieurs, mais nous avons eu l'heureuse fortune de trouver en Mr. Hobin l'obstination nécessaire, bien plus, l'enthousiasme pour la solution d'un problème réputé impossible sous le climat de la Belgique. Les plans et calculs de Mr Hobin ont été envoyés en Amérique aux Ingénieurs qui ont construit le « Phytotron » à Pasadena : ceux-ci les ont approuvés.

Nous avons aujourd'hui la fierté de vous annoncer que notre ensemble conditionné marche correctement. Le Professeur Went, à l'occasion d'une longue tournée en Europe, l'a visité en détail le 4 septembre dernier; il a constaté avec joie que nous avions évité les principaux dangers d'échecs qui ont rendu inutilisable un certain nombre de serres conditionnées en Amérique : volume insuffisant dans la circulation de l'air, répartition inadéquate des courants, déficience dans l'introduction d'air nouveau.

C'est ainsi que sur les ruines de la vieille rotonde du Jardin Botanique, détruite par un robot allemand le

22 décembre 1944, fonctionne le premier « Phytotron » construit en Europe. Il constitue une sorte d'entreprise pilote qui pourra servir très utilement dans l'élaboration d'autres serres conditionnées, scientifiques ou horticoles. Celle-ci a été menée à bonne fin par les différents corps de métiers avec un esprit de compréhension dévouée, d'entr'aide et de considération pour le programme scientifique, que je me plais à signaler avec admiration et reconnaissance. Une telle construction aurait facilement pu amener des controverses amères entre Architectes, Ingénieurs, Entrepreneurs, Fournisseurs et nous mêmes; il n'en a rien été : chaque tuyau d'air chaud ou d'air froid, chaque conduite d'eau froide, d'eau chaude ou de vapeur, les moteurs, les pompes, les régulateurs, les conditionneurs, les compresseurs, la chaudière, ainsi que l'énorme appareillage électrique impliquant plus de 3 km de fils appartenant aux inombrables circuits... tout cela a trouvé sa place proprement, mais on peut dire que ce ne fut pas toujours facile (Fig. 13).

Il doit être bien rare de trouver un chantier où l'entrepreneur de maçonnerie Mr. Naval, complaisant et précis, nous prête son propre beau frère Dieudonné, comme chef maçon, pour être bien sûr que tout soit fait comme nous le désirons; où Mr. Fryns, l'installateur de la centrale de chauffe, accepte d'apporter son bénéfice comme contribution à la réalisation du « Phytotron »; où le maître électricien Mr. Deltour s'incline devant cette invraisemblable exigence de faire tout lui-même sans le secours d'aucun de ses ouvriers, car nous considérions avec inquiétude le danger de la moindre distraction dans le montage des circuits compliqués et dans les milliers de

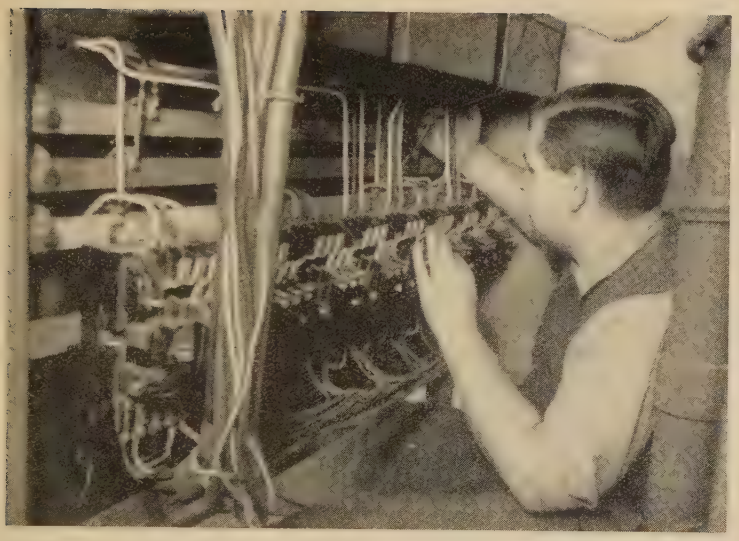


Fig. 13. — L'électricien, Mr. Deltour au travail; il est ici en train de procéder aux raccords ultimes des trois Kilomètres de fils.

raccords..., aidé de son père il a passé des journées et des nuits sans désemparer; il nous a donné la mesure de son talent, le jour où l'on a branché le courant et où toute l'installation s'est mise à vivre sans le moindre court-circuit (Fig. 13). « Quand un pays a de tels travailleurs, il peut aller de l'avant »...; où les Etablissements Honeywell n'ont pas hésité à fournir gratuitement des appareils de régulations supplémentaires destinés à améliorer le système de commande et le jeu des vannes admettant les calories et les frigories dans le conditionneur;... où les ateliers de Constructions Electriques de Charleroi ont donné près de deux cents lampes à fluorescence, les câbles, les contacteurs de notre installation et où enfin les ateliers Lebrun se sont montrés très compréhensifs pour la bonne marche des compresseurs.

Mais, il n'y eut pas seulement cette remarquable bienveillance des entrepreneurs et des fournisseurs, il y eut sur le chantier une ambiance humaine pleine de courage, de patience obstinée et de résistance à la fatigue. Cette ambiance favorable a permis que le « Phytotron » ait été terminé en deux ans : le Professeur WENT considérait dernièrement que c'était un record. Ceci est dû principalement à deux personnes parmi tant d'autres qui se sont dévouées : à Mr HOBIN, payant de sa personne, travaillant comme un ouvrier, grimpant dans la super structure, réglant pendant des heures les vannes, les régimes et prolongeant pendant la nuit ses observations, recommençant toute une installation afin de serrer la régulation de plus près et diminuer les écarts et... pour finir entraînant chacun à prendre marteau, pinceaux burins..., l'on a vu Mr FOUARGE, Docteur en Sciences, Melle Jeanne GHISLAIN, Melle Renée MATAGNE, Techniciennes, les travailleurs du Centre des Hormones Végétales, de l'Institut et du Jardin Botanique, collaborer d'un même élan et j'apporte publiquement à Mme Hobin des excuses bien sincères d'être la cause de ce que son mari est rentré beaucoup « trop tard » trop souvent.

Je me fais un devoir aussi de dire que Mme Bouillenne, Biochimiste, Sous-Directeur au Centre des Hormones Végétales, n'a cessé depuis le début de se consacrer à la réussite du « Phytotron » et à y travailler de manière continue prenant en mains toutes les difficultés et parvenant à les résoudre avec Mr HOBIN, lorsqu'un voyage de quelques mois à l'étranger m'a éloigné de Liège. A elle aussi, je dois des excuses pour l'extrême fatigue que ce supplément de responsabilités et de travail lui a occasionné; qu'elle soit récompensée, puisque aussi bien c'est

elle qui a eu l'optimisme, il y a 4 ans, de ne pas douter de la confiance que l'I.R.S.I.A. nous donnerait et qu'elle a persévéré jusqu'à ce que le « Phytotron » soit achevé.

J'adresse à tous ceux qui ont construit le « Phytotron » les remerciements les plus émus; je sais la joie qu'ils ressentent de nous apporter aujourd'hui un appareillage moderne qui marche bien et aussi de penser que leurs difficultés sont pratiquement terminées.

D'autre part, je voudrais remercier le Conseil d'Administration de l'I.R.S.I.A., qui a subsidié la construction par un crédit extraordinaire d'environ 2 millions. Une telle entreprise marque bien le rôle éminent que l'I.R.S.I.A. joue dans notre pays. Il est clair que dans le monde bien peu d'entreprises privées pourraient risquer pareille somme pour des innovations sans être assurées de rendement rapide.

L'I.R.S.I.A. a compris qu'en agissant comme elle l'a fait, ici, elle permet à la recherche de s'engager dans des voies qui peuvent arriver à déplacer les problèmes actuels sur des plans nouveaux, à partir desquels des applications imprévisibles deviennent possibles. Ainsi, les jeunes chercheurs qui en 1933 se passionnaient pour l'étude des processus biochimiques de la Rhizogenèse et postulaient l'action d'hormones végétales spécifiques, n'imaginaient pas qu'en 1950 on publierait des traités sur l'utilisation de ces hormones, que des hormones synthétiques d'application seraient fabriquées et que des vastes usines seraient construites à cet effet car ces produits très actifs se sont révélés toxiques à certaines concentrations et il s'en est vendu comme herbicides sélectifs, l'année dernière aux Etats-Unis, plus de dix millions de Kilogs.

Je ne puis faire aucune promesse quant à l'avenir des recherches qui seront entreprises ici ; je ne puis dire qu'une seule chose c'est qu'elles seront faites par des hommes de bonne volonté qui ne sont ni ne seront point parcimonieux de leurs efforts.

Je me fais en outre un agréable devoir de remercier l'Université de Liège en la personne de Mr Horion, Administrateur-Inspecteur et celle de Mr Lacomble, Conservateur-général, pour l'aide compréhensive et généreuse qu'ils nous ont apportée, aussi bien pour l'aménagement des nouvelles conduites d'eau et d'électricité nécessaires que pour certains outillages secondaires devant servir aux expériences qui seront faites dans le « Phytotron ».

Il est certain que, sans les multiples interventions de l'Université de Liège, du Ministère des Travaux Publics et de la ville de Liège, le Phytotron n'aurait jamais pu être mis en marche dans le cadre des crédits de l'I.R.S.I.A. affectés à sa réalisation. Dans ce domaine, où les besoins compliqués de la recherche scientifiques déroutent souvent les meilleures volontés, je me plais à féliciter l'Université de pouvoir disposer d'un homme comme Mr. Lacomble, dont je souligne aujourd'hui les qualités personnelles et l'inépuisable dévouement.

Ainsi donc, aujourd'hui, le « Phytotron » de l'I.R.S.I.A. tourne dans les locaux de l'Université de Liège. Les travailleurs vont pouvoir se mettre à la besogne. Le Centre de Recherches des Hormones Végétales s'apprête à entreprendre des recherches sur la croissance, la sexualité, la productivité des plantes cultivées. Ce Centre se réjouit de pouvoir rendre service aux agriculteurs et aux horticulteurs de ce pays, se félicite de l'aide qui lui est accordée

de la part de tous et tout particulièrement, des Autorités Provinciales qui se sont toujours montrées si averties des vraies solutions d'avenir.

* * *

Discours de Mr. M. HOBIN,

Ingénieur

Avant de vous exposer le fonctionnement du Phytotron, permettez-moi de remercier Monsieur le Professeur Bouillenne pour les paroles aimables qu'il a eues à mon égard.

Mais, si j'ai réussi à mener la construction à bonne fin, c'est uniquement dû à la constante collaboration de tous ceux qui ont été appelés à coopérer à l'entreprise. Et c'est pourquoi, je voudrais à mon tour leur exprimer ici toute ma reconnaissance.

Monsieur le Prof. Bouillenne vous a nommé les entrepreneurs et collaborateurs dont le concours et les conseils éclairés m'ont été d'un grand secours. Mais, je m'en voudrais de passer sous silence l'aimable accueil qui m'a toujours été réservé à l'Institut de Botanique tant par son Directeur et Madame Bouillenne que par MM. les Assistants et le Personnel tout entier.

Le Phytotron a été construit dans une atmosphère de sympathie et de bonne humeur. *Tous*, nous n'avions qu'un but... la réussite finale de l'entreprise.

Et c'est grâce à cet état d'esprit que nous pouvons inaugurer aujourd'hui ce nouveau laboratoire de la botanique moderne.

Le Phytotron réalisé ici est, comme il a été dit, un ensemble se composant dans les grandes lignes de :

une serre claire à double vitrage,

trois laboratoires obscurs,

un sas d'entrée,

la salle des machines de préparation, de désinfection, et la salle de chauffe.

La serre claire et les trois laboratoires peuvent être maintenus à une température et un pourcentage d'humidité prédéterminés et constants, quelles que soient les conditions atmosphériques extérieures.

Par une série de tableaux éclairants, l'intensité lumineuse dans la serre peut-être renforcée ou l'éclairage naturel peut-être prolongé à volonté.

Dans chacun des laboratoires obscurs, un ou deux panneaux éclairants, fixés au plafond, permettent de règler à volonté l'intensité et la durée d'éclairement.

Par suite de ces deux combinaisons, il est donc possible de créer un climat artificiel et de soumettre plusieurs groupes de témoins à des intensités ou des durées d'éclairement différentes.

Voyons maintenant comment cet ensemble a été réalisé et, pour la clarté de l'exposé, scindons le problème :

1° le maintien des différents laboratoires à un climat déterminé.

2° l'éclairage d'appoint et individuel des différentes cellules.

Nous savons qu'en faisant varier la température et le degré d'humidité de l'air, il est possible de maintenir un local dans des conditions climatiques déterminées. Dans ce but, on fait circuler l'air au travers d'un ensem-

ble appelé *conditionneur* afin qu'introduit dans le local, il compense les pertes ou gains en chaleur et en humidité du lieu conditionné.

Le conditionnement de locaux tels que salles de spectacle, lieux de réunions, musées, ateliers et maisons d'habitation est aujourd'hui du domaine courant (tout au moins pour les spécialistes). Mais, dans le cas qui nous occupe, il y a une série de facteurs qui rendent le problème infiniment plus complexe.

En effet, la serre claire orientée plein sud subit immédiatement l'influence du soleil dès qu'il apparaît. Or, comme nous vivons dans un climat très variable, il a donc fallu concevoir une batterie de conditionnement suffisamment souple pour parer rapidement : 1° aux variations de température dues au rayonnement solaire 2° aux modifications brusques de température 3° au refroidissement nocturne.

Par contre, la sensibilité des plantes ne permet pas des variations brutales de température de l'air environnant. L'écart de température entre l'air d'admission et l'air ambiant doit donc être aussi réduit que possible. Cette condition implique un débit d'air considérable sans toutefois provoquer des courants-d'air gênants ou des variations de température notables.

Mais la capacité calorifique totale de la masse constituée par la construction et son contenu est tellement faible que la moindre variation de température de l'air conditionné, introduit dans la serre et les laboratoires, influence immédiatement le climat de ces locaux.

En effet, par temps couvert, l'écart entre l'air conditionné sortant du ventilateur et l'air de reprise est minime.

Il fallait donc que l'ensemble des appareils de comman-

de soit à la fois très sensible et souple et que, d'autre part, il réponde « en profondeur » à tout changement brusque du climat extérieur sans toutefois, provoquer des oscillations trop importantes avant de se stabiliser.

En outre, la répartition de l'air devait être rigoureusement uniforme dans tous les laboratoires et sur toute la surface des tables d'expérience.

En conditionnant un local, on ne dépasse généralement pas *huit* renouvellements d'air par heure. Or, dans le cas présent, le ventilateur du conditionneur doit débiter 18.000 m^3 par heure d'air, c'est-à-dire environ *cent* renouvellements d'air par heure.

Afin s'assurer une bonne distribution, l'air est introduit dans une chambre de répartition logée sous la serre et en partie sous les laboratoires obscurs (Fig. 14).

Un premier étage de tôles perforées permet le passage de l'air à une vitesse d'environ 8 m /sec. Un second étage réduit la vitesse à 2,5 m /sec.

L'air entre ensuite dans la serre claire et de là, passe par une série de chicanes avant de pénétrer dans les laboratoires obscurs.

Le chicanage s'imposait parce que la lumière de la serre claire ne peut en aucun cas pénétrer dans les laboratoires obscurs.

Comme une partie de l'air a déjà subi l'influence de la serre claire, il faut compenser ces pertes et gains calorifiques par l'introduction d'une partie d'air frais, conditionné, dans les laboratoires obscurs.

Pour ne pas compromettre l'équilibre, une partie provenant de la serre claire passe directement, par des orifices règlables, dans la chambre de reprise d'air, tandis que le reste se mélange à l'air provenant du conditionneur pour

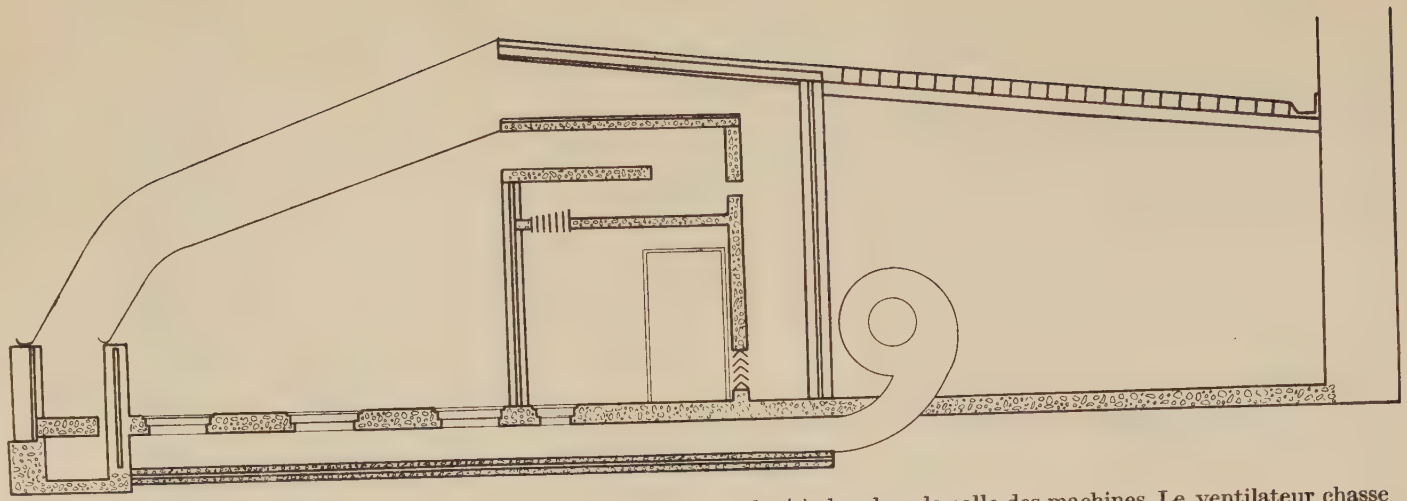


Fig. 14. — Coupe passant par le ventilateur (6) de la Fig. 1, placé à dr., dans la salle des machines. Le ventilateur chasse l'air conditionné dans la chambre de répartition logée sous la serre et sous les laboratoires obscurs. Il y a environ 2 renouvellements d'air par minute.

recréer un climat identique à celui qui règne dans la serre claire.

L'air passe ensuite dans la chambre de reprise d'air d'où, en hiver, il retournera vers le conditionneur.

Vous remarquerez sur la Fig. 14 que la serre claire se compose d'un *vitrage double.* J'ai été amené à adopter cette disposition par suite du climat de notre région et des exigences techniques imposées par les expérimentateurs.

En effet, lorsqu'en hiver, il gèle et que la serre doit-être maintenue à une température et à un pourcentage d'humidité élevés, l'humidité se condenserait sur le vitrage au point qu'il serait malaisé de maintenir le degré d'humidité imposé (Fig. 15).

De plus, *la condensation* sur les vitres serait très gênante. Or, en prévoyant un double vitrage, l'espace mort ainsi créé peut-être chauffé et ventilé séparément par de l'air sec à une température voisine de la température de l'expérience. Ainsi les buées de condensation seront éliminées.

Mais, en été, l'air contenu dans cet espace mort augmente rapidement sa température et c'est pourquoi à cette période de l'année, *l'air est dirigé non plus directement vers le conditionneur*, mais suit un parcours lui permettant de balayer l'excès de chaleur qui autrement pourrait s'accumuler dans l'entre-deux-serres (Fig. 16).

Un clapet règlable adapté à la porte d'entrée de l'espace mort permet d'éliminer une partie de l'air surchauffé.

Quoique tous les murs de l'ensemble de la construction soient soigneusement isolés, il est *impossible d'isoler* les *vitrages* sans nuire à la qualité de la lumière.

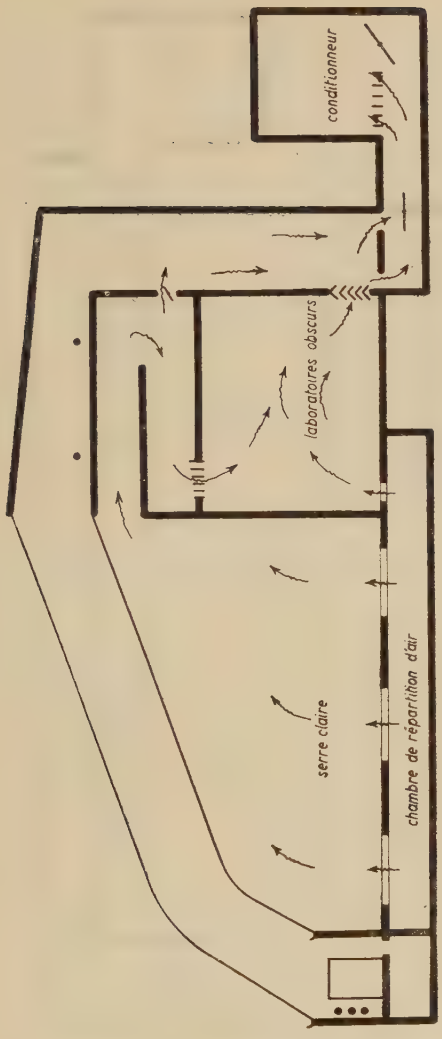


Fig. 15. — Circuit d'hiver.

Or, nous savons que la *chaleur rayonnante du soleil pénètre facilement* à travers une vitre, mais que la transmission de chaleur pure est plus lente. C'est pourquoi, par un jour ensoleillé, *la chaleur s'accumule* rapidement dans une serre. Les plantes se trouveraient donc exposées

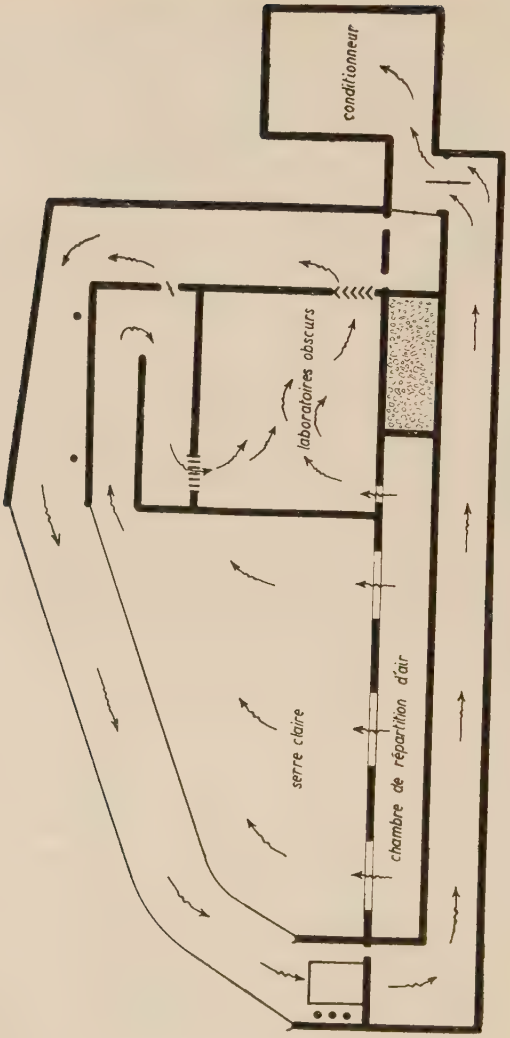


Fig. 16. — Circuit d'été

à des surfaces environnantes ayant une température relativement élevée. Pour obvier à cet inconvénient, il est prévu un système de *pluie artificielle* dont le mécanisme simple est représenté par le schéma Fig. 17.

A la crête de chacun des deux vitrages, un tuyau muni

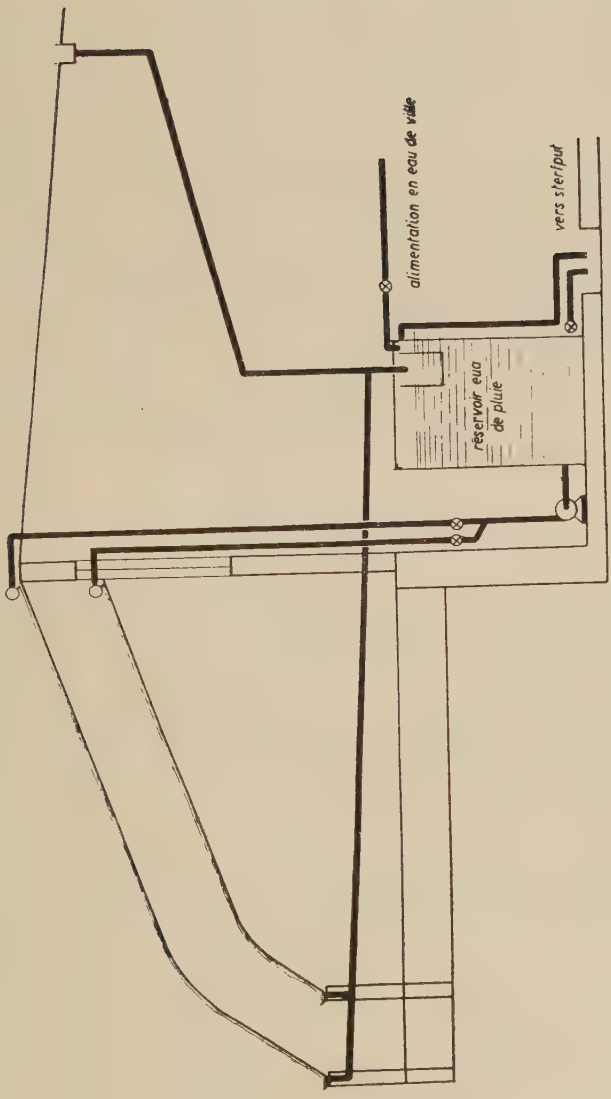


Fig. 17. — Arrosage des vitres, en vue du refroidissement par temps très ensoleillé, ou bien, éventuellement, par le nettoyage des vitres.

de gicleurs spéciaux permet de développer un rideau d'eau de 2 à 3 mm d'épaisseur sur les surfaces vitrées. L'eau provient d'un réservoir d'eau de pluie et est pompée à

une pression d'environ 3 Kgs ½ dans les tuyauteries de distribution. L'eau est reprise dans un chenal et retourne par gravité au travers d'un filtre, dans le réservoir.

La température de cette eau dépasse rarement 21° même pendant les journées les plus chaudes. Le ruissellement de cette eau sur le vitrage aura donc pour effet : 1° de présenter *aux sujets* d'expérience une surface fraîche (les plantes supportent ainsi plus facilement la chaleur de l'enceinte) 2° de servir d'écran calorifique, 3° d'augmenter légèrement la luminosité.

L'eau d'arrosage se charge aussi du nettoyage des vitres et deux filtres en étage retiennent feuilles, brindilles et poussières.

Avant d'étudier le fonctionnement du conditionneur examinons les appareils qui lui sont subordonnés.

La salle de chauffe comprend :

une *chaudière à vapeur* maintenue automatiquement à pression constante;

une *bâche récoltant* les eaux condensées équipée d'un moteur de réalimentation;

le *réservoir* d'eau de pluie;

la *pompe* pour la mise sous *pression de l'eau d'arrosage.*

Un compresseur Lebrun se charge de maintenir à une température voisine de 4° C un bac de 8 m³ d'eau enterré dans le sol.

La commande et le contrôle de l'ensemble est entièrement automatique.

Quant au conditionneur, il se décompose comme suit (Fig. 18) :

une chambre de reprise d'air; une chambre de mélange; un laveur à plusieurs étages;

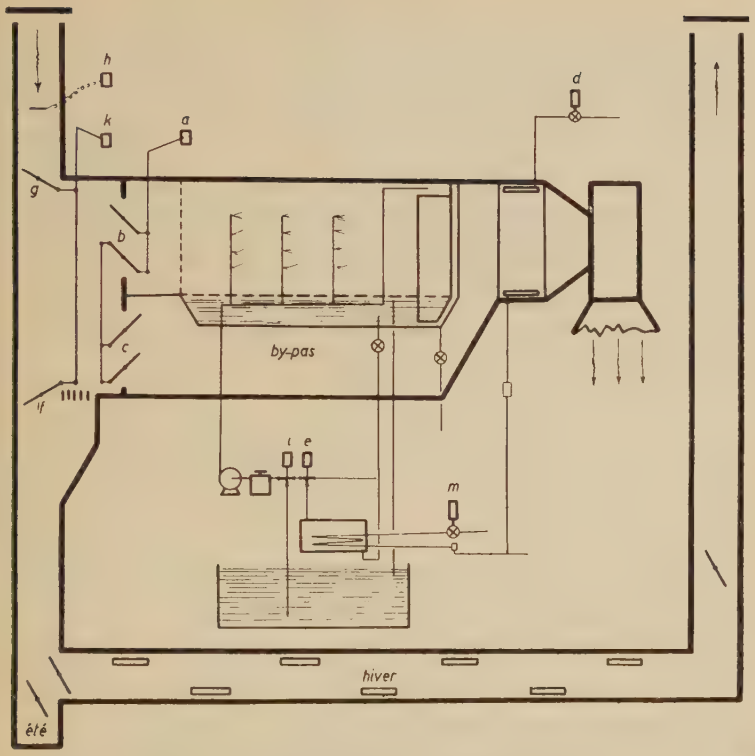


Fig. 18. — Schéma de conditionnement
Les lettres de a. à k. indiquent l'emplacement des vannes morotisées.

un égoutteur qui a pour mission d'empêcher les gouttelettes d'eau d'être entraînées par l'air en dehors de la chambre de pulvérisation;

un réchauffeur d'air alimenté à vapeur basse pression;

un réchauffeur d'eau;

un ventilateur qui introduit l'air sous le plancher perforé de la serre;

un filtre plus une pompe;

un by-pass (ou couloir) passant en-dessous du conditionneur.

Il existe au-dessus de la chambre de reprise, *une cheminée de prise* d'air frais et au bout de la gaine de reprise d'air d'hiver, une cheminée d'évacuation d'air vicié.

Ayant à sa disposition de l'air frais, de l'eau chaude, de l'eau froide, de l'eau glacée ainsi qu'un réchauffeur d'air à vapeur, voyons maintenant comment ce mécanisme va produire automatiquement de l'air où la température et le pourcentage d'humidité seront commandés par des appareils logés dans la chambre de reprises à l'arrière des laboratoires obscurs.

Ces appareils de commande (11 dans Fig. 1) sont :

1) Un thermostat.

2) Un hygrostat.

Lorsque la température baisse dans la serre, le thermostat commande l'ouverture du registre de by-pass et ensuite l'admission de vapeur dans la batterie de chauffe.

Dès que la température est atteinte, la vanne motorisée contrôlant l'admission de vapeur se ferme.

Si, par contre, la température dans la serre est trop élevée, l'air est dirigé à travers le laveur et la commande d'un mécanisme est reprise par l'hygrostat.

La température de l'eau va maintenant déterminer la température et le degré d'humidité de l'air à la sortie du laveur.

Il suffira donc que l'hygrostat règle la température de l'eau pulvérisée sous pression à travers les gicleurs.

Deux vannes motorisées à 3 voies, raccordées en cascade peuvent faire varier automatiquement la température de l'eau de + 4° C à + 45° C.

Mais, afin d'économiser au maximum l'eau glacée, il a été prévu un registre motorisé sur la gaîne de prise

d'air extérieur qui permet l'admission d'air frais (allant jusqu'à 3.000 m^3/h) pour autant que la température de l'air extérieur soit inférieure de plusieurs degrés à celle du local.

Ce régime motorisé prend sa place dans le circuit en cascade entre la fermeture de la vanne d'eau chaude et l'ouverture de la vanne d'eau glacée.

Avant de clôturer je voudrais cependant exprimer ma reconnaissance à l'I.R.S.I.A. et à Mr le Professeur R. Bouillenne, non seulement pour la confiance qu'ils m'ont accordée mais également pour m'avoir permis de réaliser un ensemble technique qui permettra aux chercheurs de poursuivre leurs expériences sans interruption quelles que soient les conditions climatiques extérieures.

* * *

La cérémonie terminée, les invités passèrent, par petits groupes, dans le « PHYTOTRON » où les travailleurs du Centre de Recherches des Hormones végétales et ceux de l'Institut Botanique, fournirent les explications, tant sur les installations que sur les expériences de démonstrations qui avaient été préparées à leur intention.

Imp. Ceuterick, 66, rue Vital Decoster, Louvain (8417)

RECHERCHES

ORGANOGRAPHIQUES & PHYSIOLOGIQUES

SUR

LE DÉVELOPPEMENT DU FRAISIER DES QUATRE-SAISONS A FRUITS ROUGES

PAR

C. SIRONVAL

DOCTEUR EN SCIENCES

Institut de Botanique et Centre des Hormones Végétales — I. R. S. I. A.
(Université de Liège).

Impression décidée le 14 octobre 1950.

INTRODUCTION

Le travail que nous présentons a été réalisé dans les laboratoires de l'Institut de Botanique de l'Université de Liège, du début de 1947 à la fin de 1949. Il nous a été demandé par Monsieur le Professeur BOUILLENNE, dans le cadre des travaux du centre de Recherches sur les Hormones Végétales patronné par l'I. R. S. I. A. Il s'agissait d'étudier les conditions physiologiques de la maturation sexuelle du fraisier, c'est-à-dire les conditions de sa floraison.

Cette recherche se justifie d'une part, au point de vue scientifique, parce qu'à l'heure actuelle les phénomènes de sexualité chez les plantes sont l'objet de nombreuses recherches importantes, et d'autre part, au point de vue de la production industrielle des fraises qui constitue dans notre pays un facteur non négligeable de prospérité nationale.

Nous avons choisi, comme sujet d'expérience, le fraisier des quatre saisons à fruits rouges, *Fragaria vesca L. var. semperflorens Duch.*, parce que sa floraison dure à peu près toute l'année et qu'elle est ainsi susceptible d'être expérimentée sans interruption.

L'étude physiologique de la sexualisation consiste, selon nous, à rechercher et à définir les conditions qui agissent sur le méristème de la tige et qui l'amènent à se modifier de telle sorte qu'après avoir édifié une série de feuilles, il est apte à construire une fleur, passant du stade végétatif au stade sexué. Depuis quelques années, on suppose que des produits particuliers venant des feuilles provoquent la sexualisation du méristème. C'est SACHS qui a formulé pour la première fois cette hypothèse vers 1860. Après avoir été longuement contestée, l'idée de SACHS est reprise par la plupart des chercheurs modernes. Cependant, tous les efforts en vue d'isoler une hormone de floraison sont restés vains. Certes, les physiologistes ont réussi à empêcher ou à stimuler la floraison. Ils ont constaté que celle-ci est conditionnée par certains facteurs comme la durée d'éclairement et la température. Mais, malheureusement, au cours de ces recherches, la floraison

n'a pas été assez considérée comme un aboutissement du développement de la plante envisagé depuis la germination.

Monsieur le Professeur BOUILLENNE a montré dans des recherches menées en collaboration avec MM. KRONACKER et DE ROUBAIX (1940) l'importance d'une méthode de ce genre dans le cas de la betterave sucrière. Les résultats intéressants obtenus par ces auteurs nous ont incité à penser que les problèmes de la floraison gagneraient à être approchés par cette voie.

Nous sommes partis de la germination de la graine en nous astreignant à noter, pas à pas, les dispositions et les formes des organes qui apparaissent successivement. Nous avons observé minutieusement les transformations qui se produisent pendant la phase végétative et qui, ensuite, annoncent et préparent la floraison.

La connaissance de cette évolution des formes au cours du développement nous a permis d'envisager sur une base précise une expérimentation physiologique de la sexualisation. Nous avons également suivi, par des méthodes histochimiques, les particularités de certaines régions cellulaires.

Quelques résultats de notre programme de recherche ont été publiés [1]. Ceux que nous exposons ici constituent la partie principale de notre travail et forment un tout.

L'exposé est divisé en quatre parties.

Dans la première, nous décrivons les changements morphologiques qui se produisent, dans les conditions de la pratique culturale, depuis la graine, jusqu'à la plante en fleurs. Ces changements caractérisent les étapes du *développement normal* et jalonnent la route de points de repère.

Dans la deuxième et la troisième partie, nous montrons qu'on

---

[1] *Les radicaux orthodiphénoliques en tant que constituants d'hormones réglant la néoformation des racines chez le fraisier des quatre-saisons.* LEJEUNIA, II, 45-54, 1947.

— *Notes sur les rapports entre la forme des feuilles et le développement du Fraisier des quatre-saisons à fruit rouge.* ACAD. ROY. BELG. BULL. CLASSE SC., 35, 614-624, 1949.

— *Observations sur la structure et le fonctionnement du méristène en rapport avec le développement chez* Fragaria Vesca L. var. semperflorens DUCH. BULL. SOC. ROY. BOT. BELG., 82, 9-26, 1949.

peut troubler le développement par deux méthodes différentes et empêcher la floraison. Nous y constatons que les retards de la floraison ou la non-floraison sont accompagnés de modifications précises dans la couleur des limbes.

La quatrième partie est consacrée à l'étude de ces variations de couleurs. Nous montrons qu'elles ont une base chimique et que l'une d'elles est en rapport étroit avec le déroulement du développement, selon qu'il aboutit ou non à la floraison. Ces constatations nous conduisent à essayer d'agir sur le développement, en modifiant certains aspects du contenu chimique.

Nous considérons qu'il est indispensable de préciser les conditions qui nous ont permis d'obtenir notre matériel. Nous les décrivons à part. On ne peut en effet étudier les processus du développement, s'il n'est indiqué, au préalable dans quelles conditions les plantes sont cultivées et d'où elles proviennent. De nombreuses précautions se sont avérées d'autant plus utiles que, du côté des praticiens, la germination et la culture du fraisier sont considérées comme des opérations délicates.

Nous faisons précéder nos observations proprement dites d'un aperçu historique de la littérature.

Nous tenons à remercier tout spécialement Monsieur le Professeur Bouillenne, qui nous a sans cesse conseillé et soutenu. Nous remercions également Madame Bouillenne dont les indications, surtout dans le domaine chimique, nous furent très précieuses.

Il faut dire aussi que le personnel du Jardin Botanique de l'Université ainsi que le personnel de l'Institut ont grandement facilité notre tâche.

LE
PROBLÈME DE LA MATURATION SEXUELLE CHEZ LES PLANTES SUPÉRIEURES

Les faits acquis, relatés par la littérature, concernant le passage de l'état végétatif à l'état sexué chez les plantes supérieures, sont extrêmement abondants. Ils comprennent les recherches sur le *développement des végétaux* dans le sens où nous entendons, à l'heure actuelle, tous les processus physiologiques, morphologiques et anatomiques, qui, de « phase » en « phase », aboutissent à la maturation sexuelle (1). Nous limitons notre exposé à la phase végétative du développement, au cours de laquelle la longueur du jour joue un rôle considérable (photophase de *Lyssenko*).

Les précurseurs.

Les auteurs anciens qui se sont préoccupés des problèmes de la sexualisation ou, si on veut, de la floraison, ont été d'abord des morphologistes. L'un des premiers, Goethe a conçu l'idée d'une filiation rattachant les pièces florales aux organes végétatifs, en particulier les feuilles. Dans ses « Métamorphoses des plantes » (1790), il décrit et interprète les changements de forme qui conduisent des cotylédons à la feuille verte, aux bractées, aux sépales, aux pétales, aux étamines et aux carpelles. Il note l'évolution des formes au cours du développement de la

(1) Nous n'exposons pas ici ce qui est connu sur les modifications de l'anatomie du méristème de la tige lors de la sexualisation. Nous renvoyons le lecteur à Sironval (1949). Les données relatives à la physiologie du développement ont fait l'objet d'un exposé très complet dans le Symposium « Vernalisation and Photoperiodism » publié à l'initiative de Murneeck et Whyte en 1948 par « the Chronica Botanica Co », Waltham, Massachusetts.

plante. La description de GOETHE se précise avec DE CANDOLLE, GEOFFROY SAINT-HILAIRE, BRAUN, SCHIMPER, HANSTEIN. Progressivement la morphologie devient « la science de la forme, de la formation et de la transformation des corps organiques ; car la forme est quelque chose de mobile, qui devient et qui passe » (Kalischer (1) 1911). Ces propos caractérisent fort bien l'époque, partant de GOETHE, où les formes sont étudiées, non statiquement, mais dans leur devenir.

GOETHE, comme les auteurs qui l'ont immédiatement suivi, ont considéré l'organisme entier d'une manière idéale, et pour eux, les modifications de forme se déroulaient d'après un modèle théorique qu'ils se forgeaient eux-mêmes. Cette conception faisait dire à HANSTEIN en 1880, que « l'*image* de l'organisme entier, qui s'achèvera matériellement dans l'avenir, *agit virtuellement dans le présent, comme une cause de mouvement*, comme le plan d'après lequel le maçon construit son ouvrage ». Pareille « image », selon HANSTEIN, ne répond ni à la lumière, ni à l'obscurité — ni au chaud, ni au froid — ni à l'humidité, ni à la sécheresse ; elle dirige souverainement les modifications de la forme au cours du développement.

Il est clair que ce point de vue est complètement erroné. SACHS le combat violemment. Il accuse HANSTEIN de voir dans la forme le reflet d'une « idée » préconçue quelconque à la manière de Platon.

Pour SACHS, la forme et son évolution au cours du développement de la plante sont en rapport avec l'évolution du contenu chimique de tel ou tel organe, ou tel ensemble d'organes ; le contenu chimique lui-même change selon les conditions du milieu. « Si on n'a pas encore réussi, écrit-il, à découvrir les différences matérielles entre les jeunes feuilles, sporanges, organes sexuels, etc... lorsqu'ils se composent encore de tissus méristématiques (tissus embryonnaires), cela montre seulement que, d'une part, on n'a pas encore entrepris des recherches approfondies dans cette direction, et que d'autre part, les réactifs microchimiques ordinairement utilisés ne sont pas adaptés à faire connaître des différences chimiques plus fines, à côté des réactions de la masse des protéines, sucres, etc... »

(1) Cité par GRAVIS dans *Exercices et Traité de Botanique à l'usage de l'enseignement moyen et de l'enseignement normal*. Gand, 1912.

Développant cette idée, SACHS formule, vers 1860/1880, *l'hypothèse des substances formatrices d'organes* (1). Il applique cette hypothèse à la production des fleurs. Réalisant des boutures de *Begonia Rex*, à partir de feuilles coupées à la fin du mois de mai, il constate que les bourgeons font 8 à 10 grandes feuilles puis fleurissent vers le mois de novembre, cinq mois après le bouturage. Par contre, les bourgeons des boutures réalisées en juillet, sur des plantes en fleur, fleurissent dans un délai nettement plus bref, en septembre, deux mois après le bouturage. Il conclut que « les feuilles de *Begonia* coupées au printemps ne contiennent encore aucune *substance formatrice de fleurs* ; celle-ci sont synthétisées très lentement dans les feuilles étalées des bourgeons. Au contraire, les feuilles coupées en juillet sur des plantes en fleurs contiennent déjà des *substances formatrices de fleurs* ».

D'après SACHS, il s'agirait de produits bien définis, spécifiques, provoquant la formation de fleurs à partir des méristèmes. On ne les rencontre qu'à certains moments, dans certaines conditions de lumière, de température, etc...

D'un seul coup, SACHS jette un pont entre la morphologie, la physiologie et la biochimie.

KLEBS, s'engageant plus avant dans cette voie (1903-1918), analyse le contenu en azote et en carbohydrates avant, pendant et après la floraison.

Il détermine que la floraison a lieu pour un certain excès de sucre par rapport au contenu en azote total ; elle apparaît à KLEBS, comme le résultat de l'installation de ce rapport.

Cette interprétation nie en partie l'hypothèse de SACHS : SACHS suppose des substances définies, précises, activant la floraison ; KLEBS constate un *état* déterminé de la plante, qui provoquerait la formation des fleurs. Mais il reconnaît, tout comme SACHS, l'influence des facteurs externes, notamment de la lumière et de la température, par exemple dans ses expériences sur *Sempervirum Funkii* (1918). L'étude de ces facteurs a permis entre 1920 et 1930, une étape décisive dans la connaissance des conditions qui conduisent à la sexualisation des plantes.

(1) Remarquons que cette hypothèse, appliquée mécaniquement et à tous propos, pourrait conduire à une interprétation des faits tout aussi métaphysique que celle de *Hanstein* !

Les premières recherches physiologiques.

Klebs (1913) et Tournois (1912) sont les premiers à se rendre compte de l'importance de la *durée* du jour sur la floraison.

Dans un article récent, Murneek rappelle très à propos que Klebs écrit : « Dans la nature, le moment de la floraison est très vraisemblablement déterminé par le fait que, dans le rapport du jour et de la nuit (21 mars) la *longueur* du jour croît, ce qui permet, au bout d'un certain temps, la formation des ébauches de fleurs. La lumière agit non comme un facteur nourricier, mais plutôt, catalytiquement ».

Il y a là le germe des faits que Garner et Allard établissent dans un travail intitulé « Effect of the Relative Length of Day and Nigth and Others Factors of the Environnement on Growth and Reproduction in Plants » (1920). Ces auteurs montrent que certaines variétés de *Soja* et de *Nicotiana tabacum* se développent différemment selon la saison de l'année pendant laquelle on les cultive. Ainsi, le tabac « Maryland Mammoth » semé en été, « grandit en hauteur sans fleurir jusqu'en octobre ou novembre, ou jusqu'à ce qu'il soit tué par le froid ». Il peut porter 100 feuilles et ne fleurit qu'en novembre, en serre. La végétation dure plusieurs mois. Au contraire, des plants de la même variété (« Maryland Mammoth ») cultivés en serre, en hiver, fleurissent immédiatement.

Les effets observés ne sont pas dûs à des variations de la température, ou de l'intensité de la lumière ; *ils dépendent de la longueur relative du jour et de la nuit.* La variété « Maryland Mammoth » fleurit dans des jours relativement courts (l'hiver) et pas dans des jours trop longs (l'été).

Les auteurs disent que la plante est sensible au « *photo-périodisme* », c'est-à-dire à l'alternance de jours et de nuits d'une certaine longueur.

Il y a des plantes qui se conduisent comme le tabac « Maryland Mammoth » et ne fleurissent que quand les jours sont relativement courts. *Ce sont des plantes à jours courts.* Mais il y a aussi des plantes qui ne fleurissent que dans des jours relativement longs et non s'ils sont trop courts. Ce sont des *plantes à jours longs.* Enfin, certaines plantes sont *indifférentes* à la longueur du jour.

Lorsqu'une plante est sensible au photopériodisme, Garner et Allard constatent qu'il existe toujours une longueur de jour

« particulièrement favorable à un développement végétatif »... « *La plante peut alors continuer à* grandir *presqu'indéfiniment* sans fleurir *atteignant des dimensions anormales.* » Le *développement* n'aboutit pas à la production d'une fleur, mais la *croissance* se poursuit.

GARNER et ALLARD cependant se gardent d'affirmer que la croissance et le développement correspondent à des processus différents. Néanmoins, leur travail montre clairement que le changement de forme qui caractérise *le développement* normal doit être distingué de l'augmentation du poids et de dimension qui caractérise *la croissance.*

Cette distinction est introduite par LYSSENKO (1928) en partant d'autres faits. Cet auteur étudie les « Effets du facteur thermique sur la longueur des phases du développement des plantes », et rapporte diverses expériences sur des céréales et sur le coton. Il constate qu'on peut empêcher la floraison en faisant subir à la graine semée, à la plantule ou même à la jeune plante, certaines conditions de température, pendant un certain temps. Ainsi, dans le cas des céréales d'hiver, on observe que, si elles sont semées, en Azerbaïdjan Soviétique, dans la seconde moitié d'avril au plus tard, elles font sans cesse des feuilles et de nouvelles pousses végétatives, mais ne fleurissent pas. Mais, si avant le semis, les graines, imbibées d'eau, sont maintenues à une température froide de 2,5° C ou 3° C pendant quelques dizaines de jours — la durée exacte du traitement dépend des variétés — la floraison a lieu, même dans les conditions de semis d'avril, en Azerbaïdjan.

De cette expérience, et d'autres analogues, LYSSENKO tire plusieurs conclusions :

a) Dans le cas des semis d'avril, effectués sans traitement préalable par le froid, le développement est stoppé avant la floraison, mais la croissance continue. Par contre, si le traitement par le froid a lieu, le développement s'achève et, avec lui, la croissance. Il affirme que la croissance et le développement ne sont pas des phénomènes identiques.

b) Le traitement par une température basse (2,5° à 3° C) influence, non pas le déroulement des changements morphologiques qui se produisent au moment même du traitement, mais bien ceux qui ont lieu ensuite, en relation avec la floraison. Il admet que le traitement par le froid produit des *transforma-*

tions internes qui ne se révèlent pas directement. Il distingue les étapes morphologiques du développement des phases physiologiques qui les conditionnent préalablement ; les premières peuvent être décalées dans le temps par rapport aux secondes.

c) Il observe enfin que, lorsque le blé d'hiver n'a pas subi le traitement par le froid, l'augmentation de la température, après avril, est nuisible au développement ; tandis que, si le traitement a eu lieu, cette augmentation est favorable. La réaction de la plante à l'élévation de la température, après avril, dépend du traitement qu'elle a préalablement subi. Après le traitement par le froid, le développement demande une température élevée. Cette exigence nouvelle exprime qu'une nouvelle phase physiologique est en cours. S'il n'y a pas de traitement par le froid, le développement ne demande pas cette température élevée ; la seconde phase ne s'installe pas.

Lyssenko conclut que le développement est divisé en une série de phases exigeant notamment chacune des conditions de température déterminées (hautes ou basses) ; ces phases se suivent de telle sorte qu'une nouvelle ne peut commencer avant l'accomplissement de la précédente.

L'existence d'au moins trois phases physiologiques principales est actuellement établie.

L'accomplissement de la première dépend d'une certaine température et d'une humidité convenable ; elle coïncide, dans le temps, avec la germination ; c'est la phase de jarovisation, étudiée par Lyssenko.

La deuxième exige généralement une température différente de la première ; chez certaines plantes, elle est fortement influencée par la durée du jour et celle de la nuit ; elle est contemporaine de la croissance végétative de la plante : c'est la phase végétative, aboutissant à la floraison, étudiée par Garner et Allard (photophase).

Enfin, une troisième phase commence avec la formation des primordia floraux. Elle peut réagir autrement que la seconde, notamment vis-à-vis du photopériodisme.

Les conditions de milieu capables d'influencer l'accomplissement des phases ont été abondamment étudiées sur diverses plantes.

A la suite de Garner et Allard, de nombreux travaux sont consacrés à la seconde.

La réaction photopériodique.

En 1925, ces auteurs constatent que la réaction au photopériodisme est strictement localisée. Ils partagent la tige principale de *Cosmos Sulphureus* Cav. en trois parties et les soumettent à différentes longueurs de jour : la partie moyenne reçoit des jours longs, les deux autres, des jours courts. Dans la partie moyenne, la croissance est végétative, tandis qu'ailleurs, la floraison a lieu.

Pourtant, ils observent que si l'une des parties, la moyenne par exemple, est dans l'obscurité complète, les autres étant en jours courts, des ébauches de fleurs apparaissent en même temps partout. Ces observations sont en contradiction puisque dans certaines conditions, il y a localisation étroite de l'effet d'une photopériode déterminée, et que dans d'autres il y a transport.

Rasumov (1934) insiste sur cette contradiction dans un travail relatif à la formation des bulbes sous l'influence du photopériodisme. Mais elle n'est pas interprétée par cet auteur, ni par Knott, qui après avoir confirmé en 1926, les conclusions de Garner et Allard quant à la stricte localisation de l'effet, prouve au contraire par la suite (1934) que chez l'épinard il faut admettre son transport. Knott trouve que, chez l'épinard, la floraison n'a pas lieu si toute la plante reçoit des jours courts, mais qu'elle se produit si les jours sont longs. Lorsque les feuilles sont soumises à des jours courts, le bourgeon terminal seul recevant des jours longs, la plante ne fleurit pas. Mais elle fleurit, si les feuilles reçoivent des jours longs, le bourgeon terminal étant en jours courts.

Knott conclut que la feuille, et non le bourgeon terminal, perçoit la photopériode. *Il suppose qu'elle produit en jour long « quelque substance ou stimulus, qui est transporté vers les méristèmes. »*

En somme, à 60 ans de distance, Knott reprend l'hypothèse de Sachs. Cailahjan (1936-1937), Moskov (1936), Kuijper et Wiersum (1936), Hammer et Bonner (1938), Borthwick et Parker (1938), Loehwing (1938) confirment sur diverses plantes les conclusions de cet auteur et les précisent.

Le role photopériodique des feuilles.

La perception par les feuilles de la photopériode est considérée aujourd'hui comme un fait non discutable. D'ailleurs, de nom-

breux auteurs en ont fait la démonstration d'une façon tout à fait sûre.

Moskov (1936) greffe une branche de tabac « Maryland Mammoth », qui fleurit en jours courts, sur la variété « Sampson » indifférente au photopériodisme (si on s'en tient aux définitions de Garner et Allar) Il montre que, si cette dernière est munie de feuilles — et seulement alors — et si le tout est mis en jours longs, le greffon « Maryland Mammoth » fleurit en jours longs, en même temps que le porte-greffe. Un stimulus est donc fabriqué par les feuilles de la variété « Sampson », en jours longs et il est capable de traverser la greffe excitant la floraison de la variété « Maryland Mammoth ». Ce stimulus a le même effet sur la floraison que celui qui est synthétisé en jours courts par les feuilles de la variété « Maryland Mammoth » elle-même, et il doit être de nature analogue.

Kuijper et Wiersum (1936) aboutissent aux mêmes conclusions en utilisant des variétés de soja.

Cailahjan (1938) prélève des feuilles sur une plante de *Perilla* cultivée en jours courts (et qui fleurit en jours courts) et les greffe sur une plante de même espèce cultivée en jours longs. Les feuilles greffées provoquent la floraison des plantes porte-greffe, même si, par après, elles sont elles-mêmes soumises à des jours longs. Quelque chose a donc été accumulé dans les feuilles pendant leur traitement par jours courts qui peut encore être transloqué, au bout d'un temps relativement long, à travers la greffe. Cet auteur (1937) renouvelle l'hypothèse de Sachs et de Knott. Il pense se trouver en présence d'une *hormone, spécifiquement active sur la floraison, fabriquée dans les feuilles. Cette hormone se meut lentement dans la plante* (elle peut s'accumuler dans les feuilles !) et passe vraisemblablement de cellule à cellule en dehors de la circulation normale. Diverses expériences, notamment de refroidissement des pétioles, tendent à prouver ce dernier point. Les caractéristiques de la vitesse de déplacement de l'hormone signifient, aux yeux de Cailahjan, qu'elle est différente des substances hormonales déjà connues.

Borthwick et Parker (1938) confirment sur *Soja* que « le stimulus responsable de l'initiation des primordia floraux dans les méristèmes apparaît dans les feuilles et se meut dans la plante qui grandit ». Mais ils se gardent de prétendre qu'il s'agit d'une « hormone formatrice de fleur ».

Moskov (1937) prouve que le stimulus ne passe pas à travers un pont aqueux en utilisant des feuilles de chrysanthème.

Peu après, Hamner et Bonner (1938) montrent, chez *Xanthium*, que le stimulus franchit aisément une greffe. Ils affirment en outre qu'il traverse « un contact de diffusion ». Ils placent une couche de papier humide entre les tissus qui vont être greffés et notent la transmission du stimulus. Ils disent que, dans ce cas, il n'y a pas réellement contact de cellule à cellule (après l'expérience, lorsque le raffia, contenant la greffe, est enlevé, les deux membres se détachent souvent l'un de l'autre), et concluent que le stimulus est constitué de *substances solubles* dans l'eau, capables de passer par diffusion d'une lèvre à l'autre de la greffe.

Ces expériences sont contredites par Withrow et Withrow (1943). Withrow et Withrow constatent que, dans l'expérience de Hamner et Bonner, la transmission du stimulus n'a lieu que lorsque les cellules ont transpercé le papier, et qu'une union étroite est réalisée. De même Galston (1949) n'arrive pas sur Soja, à faire passer le stimulus par un pont aqueux.

Il ne semble donc pas qu'on puisse accepter, sur la diffusion du stimulus, les résultats de Hamner et Bonner.

Tous les travaux précédents font clairement apparaître que les feuilles sont les organes sensibles à la photopériode. Un stimulus agissant favorablement sur la maturation sexuelle y prend naissance et est transloqué dans un grand nombre de cas ; mais, dans d'autres cas, les feuilles semblent jouer un rôle défavorable. Ainsi, comment expliquer l'expérience de Garner et Allard sur le traitement par jours courts et par jours longs de diverses parties de *Cosmos Sulfureus* ? Si le stimulus est transmissible, pourquoi, *dans cette expérience*, n'excite-t-il pas, à partir des zones en jours courts, la floraison de la zone placée en jours longs ?

Les expériences de Moskov (1937), sur chrysanthème apportent une réponse à cette question en montrant que si on greffe une tige feuillée placée en jours courts sur un porte-greffe en jours longs, l'activité de la tige en jours courts est d'autant plus forte sur la floraison du porte-greffe que ce dernier a moins de feuilles. On obtient le meilleur résultat si toutes les feuilles étalées du porte-greffe sont enlevées.

Ce fait amène à penser que lorsque la feuille est soumise à des jours courts, elle synthétise le stimulus floral, mais qu'*elle ne*

reste pas passive en jours longs : dans ces conditions, l'activité de la feuille s'oppose à la formation des fleurs.

CAILAHJAN critique cette interprétation, mais HAMNER et BONNER (1938) la reprennent : chez *Xanthium*, une plante à jours courts, « les feuilles entièrement étalées de la branche réceptive (— la branche qui reçoit le stimulus provenant d'un « donneur » en jours courts —) soumise à des jours longs, peuvent exercer une influence inhibitrice sur l'initiation des fleurs ». De même, LOEHWING (1938) expérimentant sur *Soja* s'exprime comme suit : « Le stimulus végétatif en jours longs semble exercer une influence inhibitrice sur le transfert du stimulus (floral), puisque, dans les plantes intactes, la floraison est *restreinte aux régions qui recoivent le traitement par jours courts*, tandis que dans les plantes dont les feuilles sont enlevées, on constate sans aucun doute un transfert ».

Ces observations lèvent la contradiction contenue dans les expériences de GARNER et ALLARD de 1925 : *Le stimulus floral est transmissible, mais cette transmission peut être neutralisée dans les niveaux de tige dont les feuilles sont soumises à une longueur de jour défavorable à la floraison.*

Cette conclusion confère à une même feuille, sensible au photopériodisme, *des activités différentes, selon qu'elle se trouve en jours longs ou en jours courts.*

Dans ces conditions, on comprend que les efforts des chercheurs ont tenté d'approfondir l'étude du fonctionnement des feuilles.

On constate d'abord que les propriétés de celles-ci dépendent de l'état de leur croissance.

BORTHWICK et PARKER (1940) montrent, sur *Soja max, var. Biloxi*, que « la feuille la plus efficace de la plante — à l'égard de l'induction photopériodique — est celle qui s'est étalée le plus récemment. La capacité des jeunes feuilles de provoquer l'initiation des fleurs augmente jusqu'à ce qu'elles aient atteint leurs dimensions maxima ; ensuite, les feuilles deviennent graduellement moins efficaces. »

Il apparaît aussi que les feuilles sont capables d'enregistrer de faibles différences de durée de jour.

HAMNER et BONNER (1938) dans des expériences sur *Xanthium*, prouvent que si la photopériode dure moins de 15 h. (la période sombre durant plus de 9 h.), la plante fleurit ; si, par

contre, la photopériode dure plus de 16 heures (la période sombre durant moins de 8 heures), la plante reste à l'état végétatif. La limite de la durée de jour maxima favorable à la floraison est donc nette.

Moskov (1940) approfondit ces observations en se servant de chrysanthèmes fleurissant en jours courts. Il utilise des longueurs de jours de plus en plus petites et il met en évidence l'existence, d'une part d'une limite supérieure de la longueur de jour (14 h. de jour) et d'autre part, d'une limite inférieure. Si le jour est réduit à 4 h., la variété « Chrysanthemiste Lyonnet » ne fleurit pas. La variété « Queen Mary » ne fleurit pas, s'il est réduit à 5 h. 1 /2. Les observations de Moskov sur chrysanthème montrent que cette plante ne fleurit que dans une zone précise de longueur de jour, *entre deux valeurs critiques*, une valeur critique supérieure et une valeur critique inférieure selon les variétés étudiées.

On peut dire qu'une plante à jours courts ne fleurit ni lorsque le jour est trop long, ni lorsqu'il est trop court.

Les limites imposées à la longueur du jour sont aussi précises chez les plantes à jours longs. Lang et Melchers (1945) prouvent qu'*Hyoscyamus niger* ne fleurit que s'il reçoit au moins un jour long de 10 h. Il n'y a pas de limite supérieure à la longueur du jour : Hyoscyamus niger fleurit si le jour est de 24 heures (sans obscurité) aussi rapidement qu'en 16 h.

La comparaison des résultats de Lang et Melchers avec ceux de Moskov établit que, *chez les plantes à jours longs, il n'y a pas de longueur de jour critique supérieure, alors qu'elle existe chez les plantes à jours courts. Mais dans les deux catégories, on trouve une longueur critique inférieure.*

La sensibilité de la réponse des plantes au photopériodisme, dans une zone proche de la longueur critique du jour, est particulièrement grande. D'après Moskov (1940) la variété « Chrysanthemiste Lyonnet » fleurit environ 25 jours après le semis, si le jour dure 10 h., et ne fleurit pas s'il dure 14 h. En 11 h., la variété fleurit au bout de 30 jours ; en 13 h. 20, au bout de 40 jours ; en 13 h. 45, il faut plus de 60 jours. (les autres conditions étant égales). Si on utilise des jours de 7 h., la plante fleurit environ en 25 jours, comme elle le ferait en 10 heures.

Dans les environs de la longueur du jour critique, la plante réagit donc à des différences de moins d'une heure. En dehors de

cette zone, des variations de plusieurs heures n'ont pas d'influence. LANG et MELCHERS (1943) arrivent à une conclusion analogue.

La sensibilité des feuilles à la lumière est très grande dans un autre cas.

HAMNER et BONNER (1938), puis HAMNER réussissent à empêcher la floraison de *Xanthium* et de *Soja* à jours courts, *cultivés en jours courts*, en éclairant *pendant un temps très bref*, au milieu de la période d'obscurité.

HARDER et BODE (1943) reprennent ces expériences et les confirment sur une autre « plante à jours courts », *Kalanchoe blossfeldiana*. Ils empêchent totalement l'apparition des fleurs *en éclairant pendant une minute au milieu de la période obscure*. Ils constatent que, si le moment de l'éclairement est déplacé, c'est-à-dire s'il a lieu avant ou après le milieu de la période obscure, la plante fait des fleurs d'autant plus nombreuses qu'on s'éloigne du milieu de cette période.

Une observation de même ordre est faite par CLAES [1] en se servant d'une plante à jours longs : *Hyoscyamus niger*. Cette observation est en quelque sorte le symétrique de celle de HARDER et BODE et la réponse se produit en sens inverse. *Hyoscyamus niger* ne fleurit pas en jours de 5 et 7 heures ; mais si, pendant la période obscure, on éclaire une heure ou deux, elle fleurit. Dans ce cas, le nombre d'heures d'éclairement total est inférieur à celui qu'exige la plante pour fleurir si la photopériode est unique. De plus, l'intensité lumineuse pendant la période sombre peut être faible. L'effet est d'autant plus grand que l'application de la lumière pendant la période obscure se rapproche du milieu de cette période.

Divers auteurs ont proposé une théorie destinée à interpréter l'ensemble de ces faits.

LES THÉORIES SUR LE PHOTOPÉRIODISME.

Certaines théories concernent plus spécialement les « plantes à jours courts » ; les autres, les « plantes à jours longs ».

a) *Théories relatives aux plantes à jours courts.*

La plus ancienne est celle de HAMNER (1942).

---

[1] Dans un travail cité par BUNNING (1946).

HAMNER la propose en conclusion de ses observations sur deux plantes à jours courts, *Soja Biloxi* et *Xanthium pennsylvanicum*. Il suppose que l'induction photopériodique de la floraison est due chez ces plantes, à l'addition de deux effets différents : l'un se produisant à la lumière (et non à l'obscurité), l'autre à l'obscurité (et non à la lumière). Ces deux effets sont tous deux nécessaires. Ils s'ajoutent l'un à l'autre, produisant un troisième effet, duquel résulte l'induction photopériodique. Il faut donc à la fois un jour, et une nuit d'une certaine durée. Il y a une limite supérieure et une limite inférieure à la durée du jour.

La théorie de HAMNER n'explique pas, entre autre chose, les résultats que HARDER et BODE obtiennent avec *Kalankoe Blossfeliana*, sur la variation de l'intensité de l'inhibition de la floraison, lorsqu'on éclaire dans la période obscure à différents moments.

HARDER et BODE (1943) sont surtout frappés par le fait que chez les plantes à jours courts, la lumière est nuisible pendant la période obscure, même si elle est appliquée pendant un temps *très court*. D'accord en cela avec HAMNER, ils supposent que les substances qui se forment à la lumière (L) ne suffisent pas à induire la floraison. A l'obscurité, s'accumule autre chose (X) ; (X) et (L) s'ajoutent pour donner (H), responsable de la floraison.

HARDER et BODE disent : « (H) est très sensible à la lumière. Probablement que (X) est *constamment formé à la lumière, mais aussi constamment détruit par elle.* (X) ne peut s'amasser en grande quantité que si une période de faible lumière ou d'obscurité totale est intercalée. » Si on éclaire fortement — même un temps très court — pendant cette période sombre, (X) est détruit, et la floraison empêchée. « Ainsi, la signification de la période obscure ne consiste pas tellement, chez les plantes à jours courts, à former un nouveau membre de la chaîne réactionnelle, comme le suppose la théorie de HAMNER ; l'obscurité est essentielle parce qu'elle empêche *la destruction* d'une substance qui se forme *constamment* dans la plante ».

HARDER et BODE expliquent ensuite par un détour compliqué que la destruction de (X) par la lumière n'est pas aussi forte au début et à la fin de la période obscure, qu'au milieu (l'interruption lumineuse étant identique). Ils interprètent ainsi que le maximum d'inhibition de la floraison est obtenu lorsqu'on éclaire au milieu de la nuit.

Une interprétation plus simple du même fait est donnée par GRÉGORY (1948). Cet auteur appelle (B) le facteur obscur (X) de HARDER et BODE. D'après lui, ce facteur (B) n'est pas détruit par la lumière. Il participe à une réaction *réversible* (B) $\rightleftharpoons$ (A), — le facteur (A) étant l'équivalent du facteur lumineux (L) de HARDER et BODE. A la lumière, la réaction progresse très rapidement de (B) $\rightarrow$ (A), et, à l'obscurité, plus lentement de (A) $\rightarrow$ (B).

Les deux facteurs (A) et (B) s'ajoutent pour donner (C), dont la présence détermine la floraison. (C = H de HARDER et BODE).

C'est fondamentalement le schéma de HAMNER ; mais les modifications introduites par GRÉGORY permettent d'expliquer tous les effets observés :

1° Une certaine période obscure (pendant laquelle (B) se forme) doit alterner avec la période lumineuse (pendant laquelle (A) se forme). Toutes deux sont nécessaires : d'où les limites supérieures et inférieures de la photopériode.

2° Si on éclaire pendant la période obscure, (B) se transforme très rapidement en (A) et la production de (C) est empêchée.

3° Toutefois, après l'éclair, (A) se retransforme en (B). S'il reste un temps d'obscurité long — par exemple, si l'éclair a eu lieu au début de la période obscure — la formation de (B) — et par conséquent celle de (C), responsable de la floraison — pourra avoir lieu ensuite en quantité suffisante. Si l'éclair se produit de plus en plus tard dans la période obscure, le temps d'obscurité restant diminue ; la formation de (B) et, partant, celle de (C) est de moins en moins abondante après l'éclair. Cependant, le maximum d'inhibition de la floraison doit coïncider avec le milieu de la période obscure. Car, si le milieu est dépassé au moment où l'éclair a lieu, (A) et (B) se sont déjà éliminés auparavant de la feuille et ils se sont additionnés pour former (C) en quantité telle que la floraison reste possible.

GRÉGORY admet comme l'hypothèse la plus probable, que (B) quitte la feuille dès la seconde moitié de la période obscure ; il ajoute qu'en dehors de la feuille, (B) ne peut être détruit par la lumière. Il ne pense pas que la réaction de (B) et de (A) pour donner (C) est immédiate. Elle peut se produire plus tard, peut-être dans le méristème, à la suite de certaines circonstances.

(B) est transloqué à travers la plante, comme tel. Si, au cours

de ces mouvements, (B) traverse une feuille (ou une série de feuilles) soumises à des jours longs et à des nuits courtes, (B) se trouve transformé en (A) dans ces feuilles si rapidement que la floraison est inhibée.

GRÉGORY interprète ainsi les expériences prouvant que le stimulus provenant d'une partie de plante en jours courts, est inhibé dans une partie en jours longs, munie des feuilles (en particulier, l'expérience de GARNER et ALLARD de 1925). GRÉGORY admet donc que (B) dans son trajet vers les méristèmes, passe à travers les feuilles.

b) *Théories relatives aux plantes à jours longs.*

La série des théories d'HAMNER, de HARDER et BODE et de GRÉGORY concernent le cas des « plantes en jours courts ». Elles ne sont pas applicables aux « plantes en jours longs » puisque certaines de ces plantes fleurissent *sans la moindre période d'obscurité.*

HAMNER (1948) a proposé une autre hypothèse interprétant les faits relatifs aux « plantes à jours longs ». A la lumière, a lieu, dans la feuille, une réaction *primaire*, qui dépend de la durée et de l'intensité de l'éclairement. Lorsque les produits de cette réaction primaire sont présents en une certaine quantité, une réaction *secondaire* commence. Les produits de la réaction primaire sont relativement instables et ils sont détruits au cours d'une réaction sombre lorsque les feuilles sont exposées à l'obscurité. Au contraire, les produits de la réaction secondaire sont relativement stables. La floraison a lieu lorsqu'ils sont présents en une certaine quantité.

GRÉGORY (1948) modifie le schéma de HAMNER pour les plantes à jours longs, en supposant qu'à l'obscurité les produits de la réaction primaire ne sont pas détruits, mais tranformés, irréversiblement, en une substance (X) qui ne joue aucun rôle dans la floraison.

LANG ET MELCHERS (1943), à la suite de leurs expériences sur *Hyoscyamus niger*, proposent un schéma apparemment différent, mais en fait, en accord avec celui de GRÉGORY.

La formation de fleurs chez *Hyoscyamus* dépend de deux réactions : l'une se produit à la lumière et n'est pas gênée par elle (réaction primaire) ; l'autre a lieu à l'obscurité : elle est gênée par la lumière (réaction secondaire). La réaction primaire provoque

la floraison. La réaction secondaire combat les effets de la réaction primaire et nuit à la floraison (1).

On voit que les théories interprétant les propriétés des plantes à jours longs sont très semblables chez les différents auteurs. *Chacune estime que la floraison de ces plantes est due à la formation à la lumière d'une substance utile à la floraison, qui se trouve soit détruite soit transformée irréversiblement, à l'obscurité* (réaction défavorable à la floraison).

Cette conception n'explique pas bien le résultat que nous avons mentionné de Claes. Claes réussit à faire fleurir une « plante à jours longs », en jours courts (de 5 et 7 heures), en éclairant pendant 1 à 2 heures dans la période sombre et montre que *l'effet favorable du traitement dépend du moment où il est appliqué.*

Par ailleurs, les théories relatives aux « plantes à jours longs » sont différentes de celles qui concernent les « plantes à jours courts ».

1° *Chez les plantes à jours longs,* les auteurs admettent l'existence d'un produit qui est synthétisé à la lumière uniquement et que l'obscurité détruit ou transforme irréversiblement. (La floraison n'a pas lieu si le jour est trop court !)

2° *Chez les plantes à jours courts,* un produit est synthétisé à la lumière, un autre est formé à l'obscurité ; leur présence simultanée est favorable à la floraison (la floraison n'a pas lieu si le jour est trop long ! L'obscurité est aussi utile que la lumière !)

c) *La théorie de Bünning* (1936 à 1946).

Bünning s'est efforcé d'interpréter par un schéma unique le comportement des plantes à jours courts et celui des plantes à jours longs.

Il affirme que la réaction photopériodique des plantes est en relation avec l'existence d'un *rythme journalier interne propre à chaque plante* (*endonome Tagesrhythmik*), qu'il mesure en se servant du mouvement de sommeil des feuilles chez *Phaseolus*

(1) Melchers et Lang (1941) et Melchers et Claes (1943) ont montré que l'on peut empêcher des réactions se produisant à l'obscurité (= réactions secondaires) en fournissant du sucre à la feuille, ou en mettant la feuille pendant une partie de la période sombre dans une atmosphère d'azote ou d'anhydride carbonique ; dans ces conditions, une plante à longs jours, comme *Hyoscyamus niger,* peut fleurir en jours courts.

multiflorus (le matin, les feuilles se lèvent ; le soir, elles s'abaissent).

Il suppose que le redressement de la feuille correspond à une phase déterminée de ce rythme interne, qui comprend diverses réactions chimiques et physiques. L'abaissement correspond à une autre phase, comprenant des réactions différentes. La première phase (redressement) est la phase photophile ; la deuxième (abaissement), la phase skotophile.

Il constate, sur *Phaseolus multiflorus* que, lorsqu'on fait varier artificiellement l'heure du lever du jour, les feuilles, qui se sont redressées pendant les premières heures de l'éclairement (phase photophile), commencent à s'abaisser après un temps qui est en rapport avec les variations de l'heure du lever. Le délai entre cette heure et le moment de l'abaissement des feuilles (phase skotophile) est constant. De même, le délai est constant entre l'heure du lever du jour et le moment où les feuilles se relèvent à nouveau, après avoir subi l'abaissement qui est à son maximum pendant la nuit.

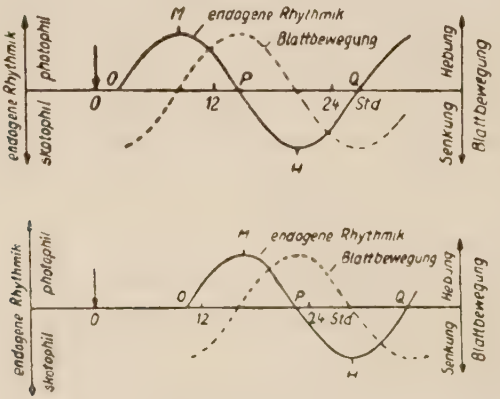


Fig. 1a et b.

Schémas de Bünning : en *a*, pour les plantes à jours courts ; en *b*, pour les plantes à jours longs.

La flèche indique le lever du jour.

En pointillé, le mouvement des feuilles.

En traits pleins, l'alternance des phases du rythme endogène.

D'après Bünning, il existe deux types de plantes. Les unes, comme *Phaseolus*, ont des feuilles qui sont en train de se relever le matin : la phase photophile a déjà commencé au lever du jour. Ces plantes appartiennent au *type A* (fig. 1a). Les

autres, comme *Hyoscyamus niger*, ont des feuilles qui s'abaissent le matin (phase skotophile) ; leur redressement se produit 10 à 12 h. après le début du jour (phase photophile) : la phase photophile ne commence pas au matin, mais 10 à 12 h. plus tard. Ces plantes appartiennent au *type B* (fig. 1b).

Bünning suppose que c'est l'alternance des jours et des nuits qui règle le régime des phases internes marquées par le mouvement des feuilles, les particularités de ce régime se manifestant différemment d'une espèce à l'autre. Il propose de mettre les faits observés sur le mouvement des feuilles en rapport avec le photopériodisme et son influence sur la floraison, en admettant que, chez l'un et l'autre type de plante, pendant la phase photophile du rythme interne, la lumière agit positivement sur la floraison et qu'elle agit négativement pendant la phase skotophile.

Dans le cas des plantes de type A, la lumière excite la floraison dès le matin, puisqu'elle agit dans la phase photophile. Au bout d'un certain temps, dans l'après-midi par exemple, les feuilles s'abaissent, annonçant le début de la phase skotophile. A ce moment, la lumière est nuisible à la floraison. Pour que la plante fleurisse, il faut que la durée jour soit limitée. *Les plantes de type A, comme Phaseolus multiflorus, fleurissent en jours courts.*

Si le jour est court, on peut quand même inhiber la floraison des plantes de type A, en éclairant pendant la nuit. La lumière tombe alors dans la phase skotophile et elle est nuisible.

Bünning imagine que l'intensité des réactions chimiques et physiques qui correspondent à la phase skotophile augmente pendant la nuit, atteignant un maximum environ 17 à 18 h. après le lever du jour (8 heures après le début de la nuit). Il explique ainsi que Harder et Bode observent une inhibition maxima de la floraison en éclairant à ce moment.

Dans le cas des plantes de type B, comme *Hyoscyamus niger*, la lumière tombe le matin dans la phase skotophile, qui dure 10 à 12 heures après le lever du jour. Les plantes ne peuvent fleurir que si elles sont éclairées au moins une dizaine d'heures. Dès lors, la durée du jour favorable à la floraison a une limite inférieure : *les plantes de type B sont des plantes à jours longs.* On pourra faire fleurir ces plantes même en éclairant pendant une durée de jour courte, si on éclaire ensuite pendant la nuit à un moment bien choisi, puisque 10 à 12 heures après le lever du jour commence la phase photophile : il suffit que l'éclairage de nuit tombe

dans cette phase. BÜNNIG interprète de cette façon le résultat de CLAES. Il admet que chez *Hyoscyamus niger* la phase photophile commence une douzaine d'heures après le lever du jour et atteint son maximum environ 16 heures après ce lever.

MELCHERS et LANG font remarquer à BÜNNING que *Hyoscyamus niger* fleurit très bien en 24 heures de jour ; or dans ce cas, si on suit BÜNNING, il n'y a pas de doute que la phase skotophile se déroule sûrement en entier en pleine lumière ; cette circonstance ne devrait-elle pas être nuisible à la floraison ? La réponse de BÜNNING revient à dire que chez les plantes à jours longs, la phase skotophile se déroule normalement *toujours* à la lumière, pendant les 10 à 12 premières heures qui suivent le début de l'éclairement. Dès lors, il est indifférent d'éclairer 24 heures plutôt que 20 ou 16 h.

Mais si l'on peut suivre BÜNNING dans sa réponse, il n'en est pas moins vrai qu'il accepte du même coup que chez les plantes à jours courts, la lumière donnée pendant la phase skotophile, a une influence négative sur la floraison, tandis que cette influence n'est pas négative au même degré chez les plantes à jours longs. Il apparaît ainsi que la théorie de BÜNNING, tout en apportant des perspectives intéressantes sur les éventuelles réactions correspondant à un rythme journalier interne, n'explique pas par un schéma unique les réponses des plantes à jours courts et des plantes à jours longs au photopériodisme. En effet, la lumière donnée dans la phase skotophile n'a pas les mêmes conséquences sur la floraison de ces deux catégories de végétaux (1).

LA PHOTOPÉRIODE AGIT-ELLE SEULEMENT SUR LE FLORAISON ?

Il est apparu très tôt que la photopériode pouvait influencer d'autres phénomènes que le passage de l'état végétatif à l'état sexué.

Dès 1935, RASUMOV décrit la formation des tubercules et des bulbes en rapport avec le photopériodisme.

Chez *Rudbeckia bicolor*, étudiée par MURNEECK (1940), la croissance en hauteur (qui coïncide avec la floraison), se produit en jours longs, de plus de 12 h. Si le jour est plus court, la plante

(1) Voir à ce sujet la critique de LAIBACH (1949), ainsi que les articles tout récents de BÜNNING qui nous sont arrivés trop tard pour être discutés ici.

a l'aspect d'une rosette aplatie ; il n'y a pas de floraison. Lorsqu'on remet la plante traitée par une photopériode longue, dans une photopériode courte, la croissance en longueur cesse, même si la floraison continue.

HARDER et SPRINGORUM (1947) confirment ces résultats.

Le phénomène le mieux étudié, grâce aux efforts de HARDER et de ses collaborateurs, concerne la forme des feuilles. HARDER, BODE et VON WITSCH (1942) constatent que lorsque le stimulus floral est faible, le nombre de fleurs de l'inflorescence de *Kalanchoe blossfeldiana* est petit, mais que, parallèlement, les bractées acquièrent de grandes dimensions. On observe divers stades de « retour » des bractées à la forme feuillée, (Verlaubung).

Les auteurs réussissent à provoquer ce « retour » chez une partie seulement des bractées de l'inflorescence en traitant par jours longs une seule feuille ou même un secteur de cette feuille.

HARDER et VON WITSCH (1940) constatent que les feuilles ont une surface plus petite en jours courts ; elles sont plus épaisses, bien que le nombre de cellules n'a pas augmenté ; chaque cellule est gonflée (1). Si on dispose de plantes de *Kalanchoe blossfeldiana* munies de 8 paires de feuilles et qu'on couvre certaines feuilles de façon à les mettre en 9 heures de jour, l'épaisseur (Succulenz) de ces feuilles augmente, à condition qu'elles soient en train de croître au moment du traitement ; des feuilles voisines, même si elles croissent en jours longs, deviennent aussi plus épaisses. C'est surtout le cas de la feuille qui grandit juste au-dessus de la feuille traitée par jours courts.

Les auteurs pensent qu'une hormone ayant une action sur la forme des feuilles est fabriquée par les feuilles en jours courts et ils l'appellent « *Metaplasine* ». Si toute la plante est traitée par jours courts, elle fait quelques feuilles, très épaisses, puis fleurit. Au contraire, en jours longs, on obtient beaucoup de feuilles moins épaisses et pas de fleurs.

En utilisant des anesthésiques, dans certaines conditions, HARDER et GALL (1945) constatent que la « succulence » des feuilles n'est pas atteinte par le traitement, tandis qu'on retarde la floraison (2), proportionnellement à la quantité d'anesthésique

(1) D'après BODE (1942), la quantité de pigment assimilateur est plus grande et l'activité photosynthétique est augmentée.

(2) Le retard est exprimé *en jours*.

utilisée. De cette expérience, *les auteurs concluent que la « métaplasine » est différente du stimulus floral.*

HARDER (1948) trouve une autre confirmation de l'existence indépendante de ces deux agents (métaplasine et stimulus floral) venant des feuilles dans le fait que chez certaines Crassulacées les jours courts provoquent l'augmentation d'épaisseur des feuilles et non la floraison.

LE RÔLE DU MÉRISTÈME DANS LA RÉACTION PHOTOPÉRIODIQUE.

Des observations relatives aux modifications de la forme des feuilles et de leur nombre au cours du cycle végétatif, selon que la culture a lieu dans telle ou telle photopériode sont décrites par de nombreux auteurs.

Lorsque la photopériode est défavorable à la floraison, GARNER et ALLARD (1920) avaient trouvé beaucoup plus de feuilles : la plante peut en faire indéfiniment et elles sont plus grandes. Les photos de GARNER et ALLARD, notamment l'une d'elles datant de 1919, et représentant deux individus de tabac « Maryland Mammoth », l'un en jours courts, l'autre en jours longs, le montrent clairement : les feuilles de la plante en fleur, échelonnées le long de la tige, sont de plus en plus petites ; les feuilles adultes de la plante végétative ont partout à peu près la même taille (fig. 2).

Les observations de PURVIS (1934) indiquent que les primordia floraux n'apparaissent pas avant qu'il se soit formé un nombre défini de feuilles. Dans le cas du riz de printemps, PURVIS trouve qu'il se forme toujours au moins 7 primordia foliaires avant que ne commence la production des épis. Les stades de développement proches de la préparation de la floraison ne sont atteints qu'au moment où le méristème a fait un certain nombre de feuilles, c'est-à-dire lorsqu'il a un certain *âge*. Le méristème paraît affecté, au cours de sa vie, de transformations qui l'amènent, en fin de compte, à un certain état de maturité (ripeness to flower, PURVIS et GRÉGORY, 1936-37).

Il est important de remarquer, à notre avis, que, si les conceptions de PURVIS et de GRÉGORY (1936-37) sont exactes, un même stimulus provenant des feuilles, sous l'effet d'une photopériode donnée, peut déclancher dans le méristème, *selon son âge*, des effets

FIG. 2.

2 plants de tabac Maryland Mammoth ; celui de gauche est en jours courts, l'autre en jours longs.

D'après GARNER et ALLARD.

différents. Dans les stades qui précèdent la floraison, il pourrait agir sur la forme des feuilles.

L'opinion de HARDER (1948) s'y oppose : pour lui, le stimulus floral n'a d'action que sur la floraison ; c'est la métaplasine qui règle la forme des feuilles. Il conclut, en s'appuyant sur les expériences de HARDER et GALL sur l'action des anesthésiques : « Nous avons pu démontrer par une autre voie que *les anesthésiques n'ont aucun effet inhibiteur sur les processus qui conditionnent la « succulence »* (c'est-à-dire la forme des feuilles) *tandis qu'ils combattent fortement, et même suppriment complètement la floraison.* Il s'ensuit que l'augmentation de la « succulence », qui est en relation avec des modifications relatives à la forme des feuilles et des autres parties végétatives de *Kalanchoe blossfeldiana,* n'est certainement pas due au principe qui cause l'initiation des fleurs. *C'est une preuve de l'existence d'une métaplasine, en plus de l'hormone florale* ».

A notre avis, HARDER perd visiblement de vue qu'une même modification par les anesthésiques de la nature d'un ou plusieurs produits, constamment les mêmes, fabriqués dans les feuilles en jours courts, *pourrait ne pas influencer le fonctionnement du méristème au moment où il fait uniquement des feuilles,* et cependant agir sur le fonctionnement de ce méristème lorsqu'il s'apprête à passer à un autre acte : la floraison — les propriétés du méristème changeant avec son âge.

HARDER et VON WITSCH (1942) prouvent d'ailleurs que, chez *Kalanchoe blossfeldiana,* des jours courts (de 9 heures) appliqués à partir de la germination ne provoquent pas la floraison même après 6 semaines de traitement, tandis que 8 jours suffisent à faire fleurir, si le sujet traité est âgé de 12 semaines et a grandi jusque là en jours longs. Si le sujet a 17 semaines, 4 jours courts suffisent.

De même, MURNEEK (1940) montre que chez *Rudbeckia bicolor,* une plante à jours longs, l'application de jours courts *après la floraison* n'a aucune action sur la formation des autres fleurs. La floraison continue en jours courts. Les jours courts n'ont d'influence qu'avant la floraison.

On voit donc que l'effet d'un agent déterminé sur le fonctionnement du méristème est variable : *l'âge du méristème paraît jouer un rôle.* Au cours de sa vie, le méristème ne réagit pas constamment de la même façon.

BOUILLENNE (1927) étudiant des plantules de divers âges de *Iriartea exhorrhiza,* dont les racines, s'insérant à divers niveaux

successivement sur la tige, ont chacune une structure caractéristique de ce niveau, suppose que « ces structures sont fonction du développement ontogénique de la tige, autrement dit, *de l'âge physiologique du méristème* de la tige au moment où les nœuds successifs sont formés ainsi que les germes radiculaires ».

Lyssenko (cité par White) réalise des boutures à partir de rameaux pris à chaque nœud ; il constate qu'elles fleurissent d'autant plus vite que les rameaux dont elles proviennent sont insérés plus haut sur la tige. Il conclut que les tissus sont *qualitativement* différents au divers niveaux de la tige.

Ces observations sont intimement liées à celles de Purvis et Grégory (1936-37) selon lesquelles l'effet de la yarovisation des graines est localisé dans les tissus méristématiques de l'embryon (voir aussi Lyssenko à ce sujet). Ces tissus acquièrent pendant la jarovisation des propriétés *qualitatives* nouvelles. On peut supposer que *le développement ultérieur, lui aussi, transforme constamment les propriétés des méristèmes de tige, y compris leurs façons de réagir à un agent donné.*

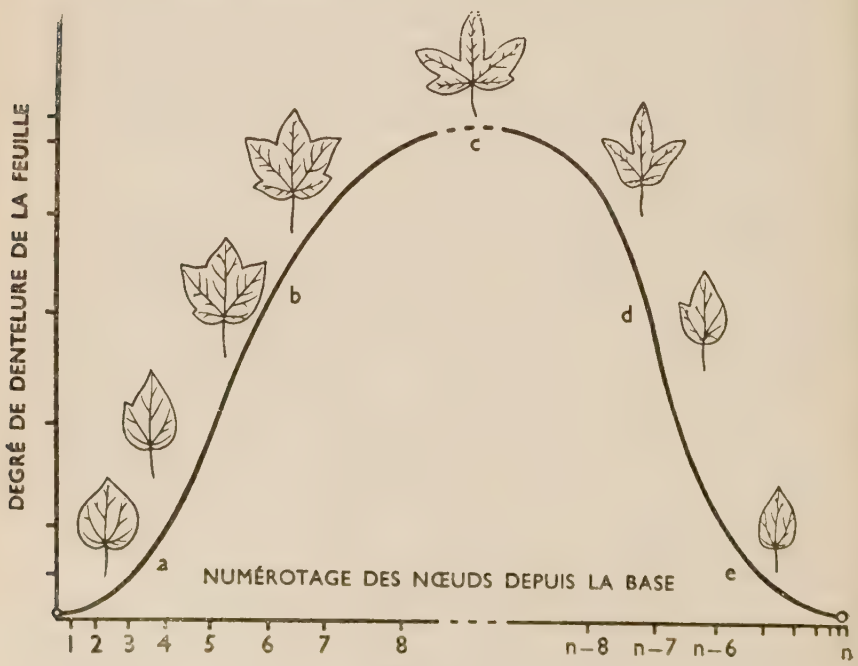


Fig. 3.

Ce diagramme, repris d'un article de Askby (*Endeavour* VIII, 29, 1949) a été réalisé par E. H. Roberts d'après Krenke. Il représente la modification de la forme des feuilles de nœud à nœud chez le cotonnier.

Nous possédons d'ailleurs des indices morphologiques de cet état sans cesse changeant des méristèmes de tige. Approfondissant des observations classiques depuis longtemps sur la forme des diverses feuilles s'insérant le long de la tige, KRENKE (1933) constate que, chez le cotonnier, la forme des feuilles change au cours du développement et que l'allure de ce changement est liée à la rapidité avec laquelle la maturité sexuelle est atteinte (fig. 3). Il suggère que le changement de forme des feuilles reflète l'âge physiologique de la plante — c'est-à-dire l'état d'avancement de son développement, — et peut servir à le mesurer. Plus récemment, BOUILLENNE, KRONACKER et DE ROUBAIX (1940) ont mis en évidence que la forme et le nombre des feuilles chez la betterave correspondent à des stades de développement pendant la première année de végétation, qui sont parallèlement marqués par des allures différentes de la croissance, du contenu chimique du tubercule et des caractéristiques de l'anatomie de celui-ci.

THERMOPÉRIODISME.

Les diverses théories relatives aux réactions de la plante à l'égard du photopériodisme se bornent à considérer que dans la phase végétative du développement, la lumière et sa durée sont les seuls facteurs en jeu pour déterminer la floraison.

Les faits montrent que *d'autres facteurs interviennent* également.

Dans le cas de *Hyoscyamus niger*, étudié par LANG et MELCHERS (1943), la longueur du jour critique se modifie avec la température. Ainsi, si la plante est cultivée aux environs de 30°, la longueur critique est de 12 à 11 h. ; si elle est cultivée à 15°, la longueur de jour critique est de 8 à 9 heures.

HAMNER et BONNER (1938) constatent que chez *Xanthium*, lorsque la température de la période sombre est entre 21 et 32°, la floraison est plus facilement induite que lorsqu'elle est de 4°.

TROUPIN (1946) trouve que, chez *Mercurialis annua* (qui paraît indifférente au photopériodisme), une température élevée administrée pendant la période d'obscurité hâte la floraison, ramenant le délai nécessaire à la formation des boutons floraux de 21 à 12 jours.

Il semble donc certain que la température joue un rôle en relation avec le photopériodisme. WENT (1948) désigne ce phénomène sous le terme : *thermopériodisme.*

* * *

Comme on le voit par l'examen des données essentielles de la littérature, le problème de la maturation sexuelle chez les plantes supérieures se présente sous de multiples aspects qu'il est difficile d'envisager dans leur ensemble. La majorité des auteurs ne l'ont pas tenté. Nous n'avons pas l'ambition de le faire nous-même.

Mais le fait que chacun de ces divers aspects a été traité à part, ne permet pas de placer, d'une façon satisfaisante, pour une plante donnée, les phénomènes qui accompagnent sa floraison dans le cadre même du cycle biologique de cette plante. Les auteurs en sont presque toujours arrivés à détacher la floraison de ce cycle, à la suite des exigences techniques de leurs expériences, se bornant à constater qu'elle a lieu ou qu'elle n'a pas lieu, parce que c'est une tâche ardue et qui peut paraître fastidieuse, de poursuivre de la graine à la graine, l'évolution à la fois organographique, anatomique et physiologique d'une espèce ou variété déterminée.

Nous sentons pourtant profondément la nécessité d'en arriver à cette méthode de recherche qui a été utilisée et mise en avant de longue date dans le cadre des travaux de l'Institut Botanique de l'Université de Liège. Les résultats obtenus, rien qu'en regardant pousser une plante et en l'examinant avec tous les moyens ordinairement accessibles, sont surprenants.

Nous avons décidé de concentrer nos travaux sur le fraisier des quatre-saisons à fruits rouges, en le suivant depuis sa germination jusqu'à sa floraison, durant toute la phase végétative de vie (photophase de *Lyssenko*).

Nous nous sommes proposé d'abord de suivre pas à pas les modifications morphologiques qui marquent le développement de cette plante et nous nous sommes servi de ces observations comme de points de repères pratiques pour aborder l'expérimentation physiologique.

Au point de vue physiologique, nous sommes parti des faits les mieux établis par la littérature et qui posent à l'expérimentation les questions les plus claires.

On sait, d'une façon indiscutable, que la feuille est chez les plantes supérieures l'organe qui, dans les conditions d'une photopériode convenable, envoie au méristème les éléments nécessaires à la floraison et que cette dernière se produit lorsqu'un état déterminé de maturité est atteint. Mais, on ne connaît rien de la nature des éléments actifs.

Il s'agit donc, chez le fraisier, de vérifier le rôle de la feuille quant à la production du stimulus qui excite la floraison, d'étudier l'une ou l'autre condition physiologique (notamment de durée de jours) de cette production, ainsi que de déterminer des critères sûrs de l'état de maturité du méristème qui réagit au stimulus.

Enfin, il s'agit de s'orienter vers la recherche de toute indication — même minime — sur la nature des changements chimiques qui se produisent dans les feuilles ou dans les méristèmes en rapport avec la floraison.

Telles sont, dans leurs grandes lignes, les tâches que l'état des connaissances actuelles semble imposer.

OBTENTION DU MATÉRIEL

La culture du fraisier des quatre-saisons demande beaucoup de soins.

Le praticien part des fruits, appelés vulgairement et improprement des « graines ». Il prend soin de bien les choisir. Il sème dans des conditions déterminées. Il traite le semis, la plantule, puis la plante selon des méthodes qui s'adaptent à chaque étape du développement. Il cultive à part les individus destinés à lui fournir des stolons.

Nous avons suivi les conseils de cultivateurs comme DE LAMBERTYE (1863) ou LE LIEUR (1842) qui se sont occupés longtemps des fraisiers ; nous nous sommes renseignés auprès de fraisiéristes belges contemporains. Nous décrivons ici leurs techniques, ainsi que les modifications de détails que nous avons adoptées pour les besoins de l'expérience.

a) LE SEMIS.

Les fruits destinés à être semés sont récoltés au milieu du mois d'août sur des plantes fortes, âgées d'un an et demi. Nous recherchons les hampes les plus vigoureuses et nous cueillons les plus grosses fraises, en pleine maturité. Nous mettons sécher. Nous extrayons ensuite les fruits [1].

Ils hivernent au sec, dans un sachet de papier, placé dans le laboratoire. Le semis s'effectue au printemps suivant, au début de mai : les fruits sont alors âgés de 10 mois.

Déjà, LE LIEUR, dans sa « POMONE FRANÇAISE », recommande le semis de mai.

Il écrit: « Quoique la graine [2] du fraisier fraîchement récoltée lève mieux, ... on ne cédera pas à cette considération en semant à contre-saison, c'est-à-dire avant ou après le mois de mai ; autrement, le plant serait trop vieux ou trop jeune ».

---

[1] Au début de nos recherches nous avons disposé de fruits qui avaient été récoltés par les soins de la maison GONTHIER de Wanze-Huy (Belgique).

[2] En réalité, il s'agit du *fruit*.

Nous semons dans des « bassines », profondes de 5 cm, disposées dans une serre d'expériences, et contenant un mélange de fumier consommé et de terre de jardin dans la proportion de 1 à 2. La terre est d'abord égalisée, puis légèrement pressée.

D'après DE LAMBERTYE, « on sème à la volée et assez dru, puis on couvre le semis d'une épaisseur de terreau maigre qu'on laisse tomber à travers un crible, et enfin, on plombe le sol avec le dos d'une pelle ».

Nous avons adopté une variante de ce procédé.

Nous avons été gêné, dans nos premiers semis, par la croissance des herbes qui étouffent les plantules. L'arrachage de ces herbes, que l'habitude permet de reconnaître aisément, est une pratique dangereuse. On bouleverse la terre au point d'enterrer bon nombre de jeunes fraisiers.

Nous avons trouvé avantage à ne pas semer les fruits à la volée, comme DE LAMBERTYE, mais en ligne. Les lignes sont parallèles et distantes de 2 à 3 cm. Elles sont marquées d'une très légère dépression.

Nous y déposons les fruits, assez dru les uns auprès des autres.

Nous constatons qu'il ne faut pas recouvrir exagérément les fruits : quand ils sont enfoncés trop bas sous la surface du sol (à 2 cm. par exemple), les cotylédons ne peuvent voir le jour. Une légère couche de terreau est utile ; elle maintient humide le sol sous-jacent. Il est indispensable d'arroser copieusement au moins une fois par jour, dans la soirée, ou même, si cela s'avère nécessaire, le matin, en ayant soin de ne pas tasser le sol. Nous utilisons à cette fin un pulvérisateur.

La température optimale du semis se situe entre 15 et 20° C ; tous nos semis subissent, dès le départ, ces températures qui règnent en mai, dans la serre d'expériences.

La longueur du jour éclairant le semis est celle du début de mai, soit environ 14 heures de jour. Dans certains cas, que nous indiquons dans le texte, nous avons raccourci la durée du jour artificiellement. En aucun cas, le semis n'est ombragé. Au contraire, nous l'exposons à la lumière la plus vive.

Dans ces conditions : — semis en ligne, assez dru ; humidité forte ; température de 15 à 20° C ; longueur du jour du début

de mai — la germination du fruit se produit au bout de huit jours (1).

b) Culture de la plantule.

Huit jours après la germination, soit quinze jours après la date du semis, la plantule étale ses cotylédons. Bientôt une première, une deuxième, puis une troisième feuille apparaît. A ce stade — une quarantaine de jours après le semis — nous séparons les plantes les unes des autres et les repiquons en pépinière.

De Lambertye écrit au sujet de cette opération : « Quand on peut compter trois à quatre feuilles sur ces petites plantes, outre les cotylédons, c'est le moment de les piquer en pépinière... On laboure une bande de terrain... on herse à la fourche... on dresse au rateau... on recouvre d'une épaisseur de 6 cm. de terreau ayant servi, sinon bien consommé. » L'auteur explique ensuite comment on prélève les jeunes plantes ; comment on évite qu'elles subissent la moindre action de la sécheresse ; comment on ménage les racines,... puis « on les pique aussitôt, deux beaux ensemble dans le même trou fait au petit plantoir, en ayant soin de les enfoncer jusqu'au collet et de bien les borner. On les espace dans le rayon de 12 en 12 cm. »

Tous ces détails sont d'une extraordinaire finesse et se sont révélés très adéquats.

Nous les suivons à la lettre. Pour la commodité des expériences, notre repiquage se fait, non au jardin, mais dans des pots en terre, de forme ordinaire et de 6 cm. de diamètre. Chaque pot reçoit une plante. Il faut prendre grand soin de bien repiquer jusqu'au collet.

Les plantules de trois feuilles sont très sensibles à ce traitement ; on obtient de grosses différences dans la vigueur des individus qui l'ont subi correctement par rapport à ceux qui ne l'ont

(1) Si la température est basse, aux environs de 5°C, la germination n'a pas lieu, les autres conditions étant favorables. Si les fruits semés séjournent pendant 8 jours à une température basse (5°) à un degré d'humidité convenable puis subissent une température élevée (15°C), ils y germent en 3 jours.

Des remaniements biochimiques favorables à la germination ont sûrement lieu dans la graine pendant son séjour à une température basse.

L'élévation de la température est nécessaire seulement *dans les environs de la phase finale de la germination.* Nous n'avons pas étudié les effets d'une température basse, appliquée sur les semis, à l'égard du développement de la plante.

pas subi. Quand l'opération est bien faite, les plantes prospèrent. Lorsque c'est nécessaire, au fur et à mesure de leur croissance, on les transplante dans des pots plus grands. A chaque transplantation, il faut avoir soin d'enterrer le collet.

c) La culture de la plante.

Avec l'avancement de l'été, la température et la longueur du jour augmentent ; progressivement, les plantules dépassent 5 feuilles, puis 10 feuilles (elles font leurs premiers stolons), puis 20 feuilles... et deviennent des plantes volumineuses. Les feuilles âgées brûnissent ; nous les enlevons lorsque nous constatons qu'elles pourraient pourrir. Nous arrosons, quand il fait chaud et sec, très copieusement, au moins deux fois par jour, avec un arrosoir fin. Vers la mi-juillet, nous sortons les plantes de la serre et les habituons à l'air libre.

A partir de la fin juin, nous veillons à ne pas permettre l'envahissement des plantes par des *pucerons* qui, *surtout en serre*, s'attaquent aux jeunes feuilles. Nous les combattons très efficacement en répandant sur les parties atteintes, de la poussière de tabac.

En juillet ou en août, des chenilles se présentent. Dès que nous voyons l'une ou l'autre feuille endommagée, nous prospectons attentivement chaque jour la face intérieure de tous les limbes.

Si ces diverses précautions sont prises, on atteint la fin septembre avec de belles plantes, de vingt-cinq feuilles environ ; elles donnent leurs premières hampes florales et émettent des stolons.

Selon les besoins de l'expérience, nous supprimons ou au contraire nous laissons ces hampes et ces stolons. Chez les individus destinés à la reproduction (porte-graine, porte-stolon), nous les supprimons pendant la première année de la végétation.

Fin septembre, nous transportons les plantes en pleine terre, dans le terrain qui a été au préalable convenablement labouré, hersé et fumé. Nous les disposons distantes les unes des autres de 60 cm. environ, le long de lignes qui sont elles-mêmes séparées par cinquante centimètres. Nous opérons la mise en place comme suit : nous pratiquons au plantoir un trou en terre, un peu plus large que le volume du pot dont on va retirer la plante. Nous dépotons ; nous exerçons une pression sur la motte pour libérer le chevelu des racines. Nous glissons la motte dans le trou

et nous recouvrons bien de terre jusqu'au collet. Il ne faut pas craindre d'enfoncer convenablement celui-ci. Nous recouvrons ensuite le terrain de fumier consommé. Les plantes passent l'hiver en place. Elles nous fournissent des stolons et des fruits dès le printemps suivant.

Nous avons, chaque année, pendant trois ans, manipulé ainsi environ 600 plantes.

d) Les plants.

Le cultivateur se sert des plants qui se forment le long des stolons pour la propagation (1). Nous les avons utilisés souvent.

Lorsque de Lambertye met en place, en Octobre, les plantes de semis qu'il destine à fournir des plants (plante-mère de stolons ou porte-stolons), il les dispose à part, les espaçant dans la ligne de 60 cm. En ce qui nous concerne, nous les espaçons à 1 m 50. Dans ces conditions, les stolons issus des plantes-mères ne se gênent pas ; ils sont vigoureux, trapus. Nous les laissons prospérer à trois en contact avec la plante-mère, jusqu'à ce qu'ils aient une dizaine de feuilles ; ils font chacun au moins à deux reprises des hampes florales que nous enlevons. Nous enlevons aussi systématiquement les stolons qu'ils peuvent émettre.

Nous prélevons les plants au début d'août, en ayant soin de prendre la motte de terre qui entoure les racines. Nous repiquons en pots, comme s'il s'agissait de plante de semis. Nous continuons à enlever les hampes et les stolons qui se présentent. Nous mettons en place, en pleine terre, en octobre. Nous obtenons ainsi au printemps des fraisiers vigoureux.

(1) Cette pratique est courante dans la culture des diverses variétés de fraisiers à gros fruits, dont la reproduction par graine est « infidèle ». Chez le quatre-saisons, par contre, on reproduit aisément par les fruits. Les stolons sont utilisés moins fréquemment.

PREMIÈRE PARTIE

L'ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE AU COURS DU DÉVELOPPEMENT DU FRAISIER DES QUATRE-SAISONS A FRUITS ROUGES

CHAPITRE I

LA PLANTULE

Nous allons considérer successivement les particularités morphologiques du fruit et de la plantule dans nos conditions de culture.

a) Le fruit.

Le fruit adhère à la surface du réceptacle floral qui a gonflé, a rougi et constitue la fraise. C'est un akène brun-rouge, en forme de poire, aminci en direction du sommet de l'axe. Un sillon, plus marqué vers le haut, le divise symétriquement. Vu latéralement, il apparaît comme un sac ovale, surmonté par un bec recourbé vers l'intérieur de la fraise. Il est entouré d'un péricarpe dur qui résiste aux aiguilles de dissection. On réussit pourtant à le traverser là où persistent les traces du style séché. Le péricarpe est plissé dans le « bec » du fruit, plus lisse dans la partie renflée. Sa face extérieure est intensément colorée en brun-rouge ; sa face intérieure est plus claire.

A l'intérieur du péricarpe, se trouve le tégument de la graine ; c'est une paroi blanche, lisse, légèrement transparente, entourant l'embryon. On voit aisément, à travers le tégument, les deux cotylédons, disposés parallèlement au plan de symétrie du fruit ; ils occupent toute la cavité de la graine et se joignent à un hypocotyle court, terminé par la radicule.

Au-dessus de l'insertion des cotylédons, la gemmule est légèrement bombée en un dôme irrégulier où l'on discerne l'initiale d'une seule feuille.

b) La germination.

Vingt-quatre heures après le semis, le péricarpe se décolore : il devient moins rouge, vire vers le brun clair. Une substance rouge brunâtre se répand sur le substrat ; on la distingue très facilement

sur papier filtre (1). Ensuite, pendant les cinq premiers jours qui suivent le semis, le fruit gonfle très légèrement. Au sixième jour, le « bec » du fruit grossit ; le péricarpe se fend progressivement. On distingue dans l'ouverture le tégument de la graine. Au 7e et au 8e jour, un point jaunâtre apparaît dans la fente.

C'est le début de la germination : la radicule sort. Elle grandit rapidement, recourbant son extrémité vers le sol. Après 24 heures (9e jour), elle mesure deux fois la longueur du fruit. Un fouillis de poils absorbants la recouvre, à partir d'une zone épaissie, située contre le fruit, jusqu'à un mm. environ de l'extrémité de la coiffe.

La zone épaissie fait la jonction avec l'hypocotyle, long de moins d'un mm., plus mince et déjà verdâtre. Il n'a presque pas grandi jusqu'ici. Brusquement, au 10e jour, il se met à croître. Il se courbe d'abord en un coude, puis il se redresse verticalement, entraînant le fruit qu'il soulève et retourne. Il verdit fortement, et atteint en quatre jours 6 à 8 mm. de longueur.

Pendant ce temps, à partir du 11e jour, les cotylédons gonflent à leur tour, s'écartent l'un de l'autre, écartèlent le péricarpe et le tégument dont ils se libèrent. Ils s'étalent ensuite à la lumière, s'allongeant en petites lames verdissantes de 3 mm. de longueur (15e et 16e jour).

L'hypocotyle qui les supporte mesure alors dans les environs de 7 mm. Sa croissance se ralentit ; il pousse très lentement jusqu'au 28e jour, sans dépasser 1 cm.

c) La première et la deuxième feuille.

A partir du 16e jour, on voit grandir, entre les cotylédons, l'ébauche de la première feuille. Elle est couverte d'un certain nombre de poils allongés et d'un nombre restreint de poils « en massue », dont une dizaine sont groupés à sa base (fig. 4). Elle s'insère à quelques dixièmes de mm. du nœud cotylédonaire. L'entre-nœud (nœud de la première feuille — nœud cotylédonaire) reste toujours court.

---

(1) Dans une atmosphère très humide, le fruit porte, là où il n'est pas en contact avec le substrat, une petite gouttelette liquide de couleur brun-sale.

En remuant 200 fruits secs dans 50 cc d'eau ordinaire pendant une heure, nous obtenons un liquide fortement coloré en brun. Les mêmes fruits colorent une nouvelle quantité d'eau ordinaire en jaune orange, si on les agite une heure encore. Parallèlement, le péricarpe se décolore.

La forme du limbe devient parfaitement visible au 20e jour. Il est étalé huit jours plus tard (fig. 5 — 28e jour). Il est monofolié, généralement un peu plus large que haut (5 mm. de large et 4 mm. de haut), découpé sur les bords en cinq dents traversées par les nervures.

Fig. 4.

L'ébauche de la première feuille, entre les cotylédons. On remarque l'arsenal glandulaire spécial et très constant qui l'entoure.

Le pétiole et la nervure médiane du limbe s'orientent de façon précise et constante : ils font, avec l'axe des cotylédons, un angle de 90°. Le pétiole mesure dans les environs de 8 mm. A la base, il s'élargit en deux lames stipulaires (fig. 6).

La croissance de la première feuille coïncide avec la néoformation de méristèmes radiculaires le long de la racine principale. On en compte de 5 à 8, à la fin de la période d'étalement de la première feuille, soit vers le 25e jour. Ils sont à l'état d'ébauches dans les tissus de la racine principale, ou parfois grandissent depuis peu à l'extérieur.

Ce processus de néoformation radiculaire se poursuit, pendant

que la deuxième feuille grandit, entre les stipules entr'ouvertes de la première. Sa croissance commence au 25e jour et dure une dizaine de jours. L'entre-nœud qui la sépare de la première feuille, le deuxième entre-nœud de la tige, est, comme le premier, à peine long d'un mm. (fig. 7 et 11).

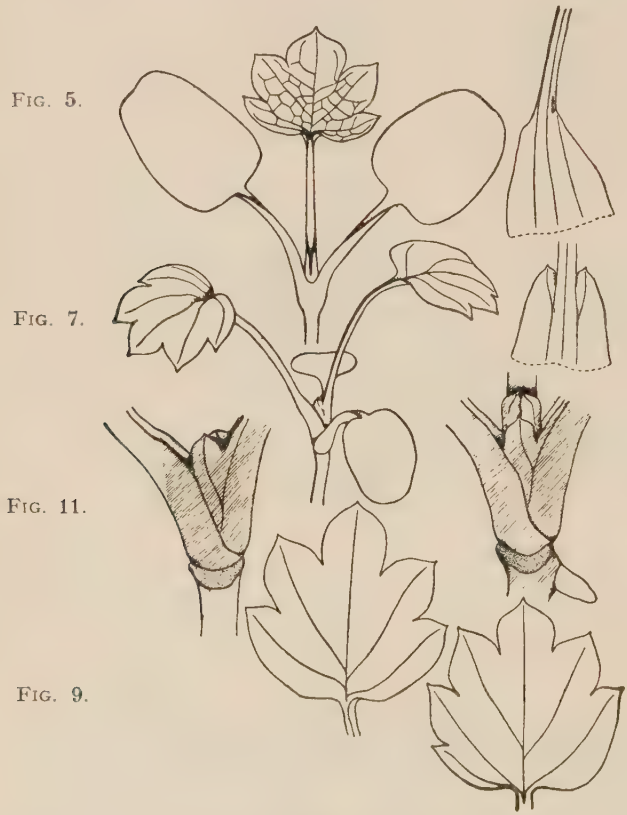


Fig. 5 à 12.
(explication dans le texte. Pour les figures 11 et 12, on a hachuré les zones qui rougissent).

Le pétiole et la nervure médiane du limbe ne sont pas dirigés perpendiculairement à l'axe des cotylédons. Ils s'écartent de cette direction soit vers la gauche, soit vers la droite selon les individus. La projection horizontale (1) des pétioles des deux premières

(1) Nous appelons ainsi, pour simplifier, la projection orthogonale sur le plan terrestre. On l'obtient, pratiquement, en regardant la plante d'en haut.

feuilles ne constitue donc pas une droite : les pétioles font entre eux un angle intérieur de 160°.

A la fin de sa croissance, le pétiole de la seconde feuille mesure plus d'un cm. ; il s'élargit à la base en deux stipules nettement distinctes munies d'une dent chacune (fig. 8).

Le limbe est aussi haut que large, parfois un peu plus haut (fig. 9). Il compte cinq dents, plus rarement six (tableau I) (1). Lorsqu'il y a six dents, elles se répartissent asymétriquement autour de la dent « médiane », celle où aboutit le nervure médiane ; on trouve deux dents à gauche et trois dents à droite, ou inversement (2) (fig. 10).

Au moment de l'étalement du limbe de la 2e feuille la base du pétiole et des stipules rougissent. Le rougissement affecte progressivement le pétiole des cotylédons, le haut de l'hypocotyle et le pétiole de la première feuille (fig. 11). Il s'accentue pendant la croissance de la troisième feuille qui se présente au 35e jour

d) La troisième feuille.

L'entre-nœud qui sépare la 3e feuille de la deuxième, est, comme les précédents, très court (fig. 12).

La troisième feuille grandit dans l'angle extérieur formé par les directions des pétioles des deux premières. Elle ne divise pas cet angle en deux parties égales, mais se rapproche plutôt de la première feuille. La projection horizontale de son pétiole fait avec la projection du pétiole de la première feuillle un angle variable qui n'est pas très éloigné de 80°, et ne dépasse pas cette valeur.

La présence de la troisième feuille accentue la distinction, encore confuse chez les plantes de deux feuilles, entre des individus chez lesquels l'angle externe des deux premières feuilles est situé sur la gauche de la perpendiculaire à l'axe cotylédonaire, et d'autres, où cette disposition est inversée. Les fig. 13 et 14 montrent qu'il y a, à cet égard, deux catégories de plantes, qui sont l'image les unes des autres, dans un miroir.

Le limbe de la troisième feuille compte généralement sept dents (fig. 15 et 16). Il y en a parfois six, plus rarement cinq. Dans des

(1) Plus rarement encore, le limbe compte 7 dents. La 2e feuille est alors analogue à une 3e feuille de 7 dents.

(2) Cette asymétrie s'observe d'ailleurs aussi dans la disposition des nervures chez les feuilles de 5 dents.

cas exceptionnels, on peut en trouver 8 ou 9 (fig. 17 et 18) ; nous avons même rencontré 10, 11 et 12 dents.

Cette variabilité du nombre de dents de la 3e feuille contraste avec la stabilité de ce nombre chez la première feuille (qui en a toujours 5 et jamais 6, 7 ou 4), ou chez la deuxième feuille (qui ne

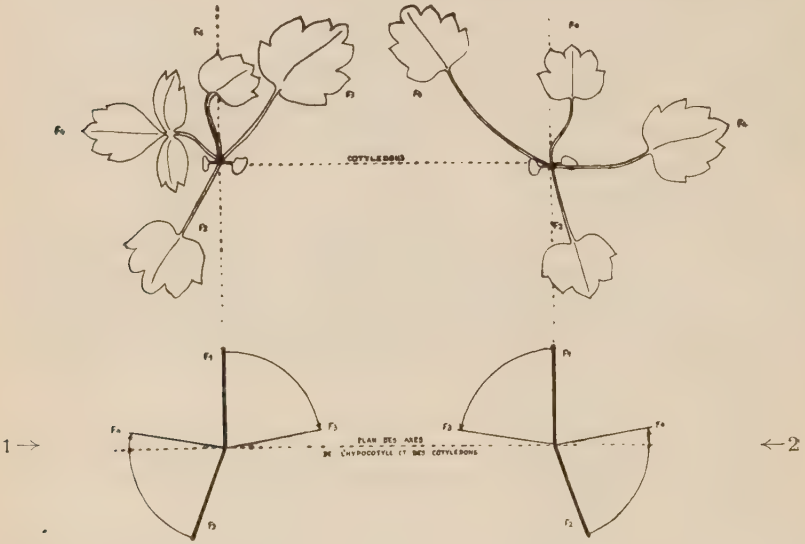


FIG. 13 et 14.

La figure 13 (à gauche) et la figure 14 (à droite) montrent 2 plantes munies de 4 feuilles, dont la disposition est symétrique par rapport à un plan.

L'orientation des feuilles les unes par rapport aux autres est schématisée en 1 et en 2. Nous donnons une interprétation de ces schémas page 47 et suivantes.

La figure 13 représente une plante dextrogyre ; la figure 14, une plante lévogyre (voir p. 49).

peut en avoir que 5 ou 6, très rarement 7). Nous donnons dans le tableau I les chiffres qui concernent les troisièmes feuilles dans deux séries distinctes. La série A provient d'un semis de fruits récoltés en août 1946 et la série B, d'un semis de fruits récoltés en août 1948. Les deux semis ont eu lieu au début d'avril 1949, dans les mêmes conditions ; les fruits de la série A étaient alors âgés de trois ans ; celles de la série B, de six mois. Les deux séries sont identiques en ce qui concerne le nombre de dents de la deuxième et de la première feuille. Mais une différence apparaît, à partir de la troisième feuille : il y a plus de dents dans la série provenant de fruits récents. *Si l'âge des fruits n'a pas d'influence sur le nombre des dents des deux premières feuilles, il en a par contre sur celui de la troisième.*

Lorsque le limbe est muni de sept dents, il est généralement monofolié ; trois dents se répartissent à gauche et à droite de la dent médiane (fig. 15). Parfois, bien que rarement, il est tri-

Fig. 15.

Fig. 18.

Fig. 17.

Fig. 16.

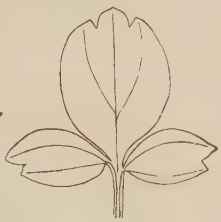


Fig. 15, 16, 17 et 18.
Forme de quelques 3e feuilles. (explications dans le texte).

folié (fig. 16). Nous n'avons jamais rencontré de feuilles de sept dents bifoliées.

La division en deux folioles (1) s'observe chez les troisièmes feuilles de 8 ou 9 dents (fig. 18). On constate, dans ce cas, une tendance permanente à la formation de plusieurs folioles, même dans les limbes monofoliés. On voit, sur la fig. 17, un limbe qui porte 8 dents ; il y a 3 dents à gauche de la dent médiane et 4 à droite ; à gauche, les deux dents inférieures sont séparées de la troisième par une échancrure assez profonde et la portion du limbe qui correspond à cette échancrure n'est pas très vascularisée. Lorsqu'il y a 10 ou plus de 10 dents, la feuille est bifoliée (Tableau I, plante 17, provenant d'un fruit de 6 mois) ou, plus souvent, trifoliée, jamais monofoliée. Nous décrivons ces cas à propos de la quatrième feuille où ils constituent la règle.

(1) Dans la suite de l'exposé, le mot « foliole » est constamment employé au masculin, bien que d'après les « puristes » ce mot est féminin. Dans notre pays, c'est l'usage d'employer le mot « foliole », comme le mot « pétiole », au masculin, et nous nous y sommes conformé.

TABLEAU I.

Nombre de dents des 3 premières feuilles en fonction de l'âge de la graine.

N° des plantes	*Graines de 3 ans* — Nombre de dents de la : 1e f.	2e f.	3e f.	N° des plantes	*Graines de 6 mois* — Nombre de dents de la : 1e f.	2e f.	3e f.
1		5	5	1		6	6
2		6	6	2		5	6
3		6	6	3		5	7
4		5	5	4		6	7
5		5	8	5		5	6
6		5	5	6		5	7
7	partout	5	5	7	partout	5	7
8	5	5	5	8	5	5	7
9	dents	5	5	9	dents	5	7
10		6	7	10		6	7
11		5	5	11		5	7
12		6	6	12		5	7
13		5	6	13		5	7
14		5	5	14		5	7
15		5	6	15		5	7
16		5	7	16		6	7
17		6	7	17		5	7 + 3
18		5	5	18		5	7
19		6	7	19		5	7
20		5	5	20		5	7

Pendant que le limbe de la troisième feuille s'étale, la base de son pétiole, dans la région des stipules, rougit fortement. Le rougissement s'intensifie à la base du pétiole des feuilles précédentes et des cotylédons, ainsi qu'au nœud cotylédonaire, et dans le haut de l'hypocotyle Il affecte surtout les cellules de l'épiderme. L'examen des stipules, au faible grossissement, montre que les cellules rouges y voisinent, en un damier irrégulier, avec des cellules incolores. Deux cellules voisines peuvent être : l'une, colorée, l'autre, incolore, sans qu'il soit possible de distinguer d'autres caractères différentiels immédiatement apparents.

En même temps, l'hypocotyle, juste sous le nœud cotylédonaire, du côté opposé à l'insertion de la première feuille, se boursouffle. L'épiderme s'entr'ouvre et livre passage au méristème d'une racine néoformée. Si l'atmosphère est humide, cette racine grandit rapidement vers le bas (fig. 12). Souvent, l'hypo-

cotyle s'affaisse sous le poids des trois premières feuilles, la mettant en contact avec le sol : la plante « se repique ». Ce processus est accompagné d'un brunissement, puis de la mort, de la racine principale de la plantule et de ses racines secondaires. Dans la suite, l'hypocotyle meurt souvent à son tour.

CHAPITRE II

LA PLANTE DE MOINS DE 20 FEUILLES

Pendant que la plante, munie de trois feuilles, se « repique », au nœud cotylédonaire, une quatrième feuille grandit.

Il s'en présente ensuite environ seize autres qui, du point de vue de leurs positions le long de la tige, aussi bien qu'en ce qui concerne leur forme, ont un certain nombre de traits communs.

La croissance de ces seize feuilles est accompagnée, dès le début, par l'apparition au nœud cotylédonaire *d'une série de racines nouvelles*, ainsi que de leurs ramifications (fig. 19).

La tige s'allonge fort peu, ce qui détermine la formation d'une rosette de feuilles. Cette rosette ne compte jamais à la fois plus d'une dizaine de feuilles vertes et actives, les plus anciennes mourant et se desséchant, suivant un phénomène naturel déjà décrit chez la betterave sucrière par Bouillenne, Kronacker et de Roubaix (1940).

Lorsque la plante a fait ses dix premières feuilles, on voit apparaître *les premiers stolons*.

Nous examinerons d'abord *la position des feuilles* successives, le long de la tige. Nous étudierons ensuite *leur forme*, en particulier celle du limbe. Enfin, nous parlerons des *stolons*.

a) Orientation des feuilles successives.

La 4e feuille grandit dans l'angle intérieur, de 160° formé par les deux premières feuilles. Son pétiole se situe, en projection horizontale (fig. 13 et 14 ; schémas 1 et 2), à égale distance (80°)

de la première et de la deuxième feuille. Par rapport à la première feuille, il est donc le symétrique du pétiole de la troisième feuille qui se trouve, lui aussi, à 80° de la première feuille. Il en résulte que les pétioles de la 3e et de la 4e feuille font en projection horizontale, un angle intérieur de 160°, égal à celui qui existe entre les projections des pétioles de la première et de la deuxième feuille.

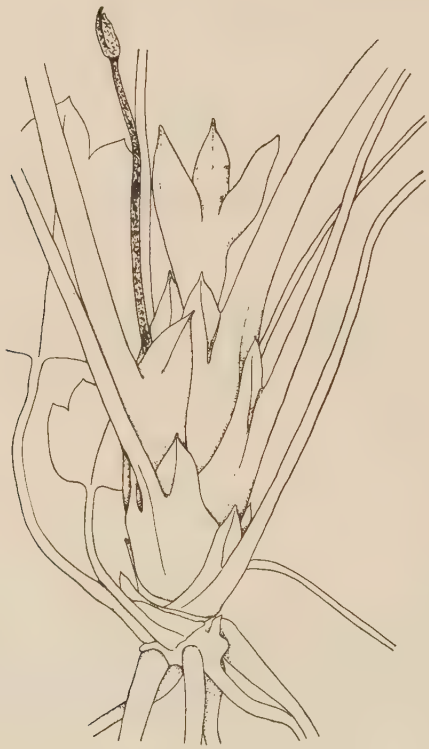


FIG. 19.

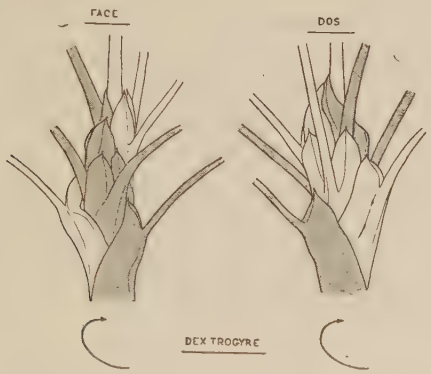
Disposition des insertions des feuilles successives chez une plantule de 10 feuilles.

On distingue les nombreuses racines qui sont apparues au nœud cotylédonnaire et le départ d'un premier stolon (en gris).

Tout se passe comme si les quatre premières feuilles se disposent en deux paires successives analogues, caractérisées l'une et l'autre par un angle intérieur identique, de 160°.

Les 3e et 4e feuilles, constituant la seconde paire, sont déviées de 80° par rapport à la 1re et à la 2e feuille, qui leur correspondent dans la première paire ; ou, plus simplement, la 2e paire

dévie de 80° par rapport à la première. Cette déviation peut se faire dans deux sens.



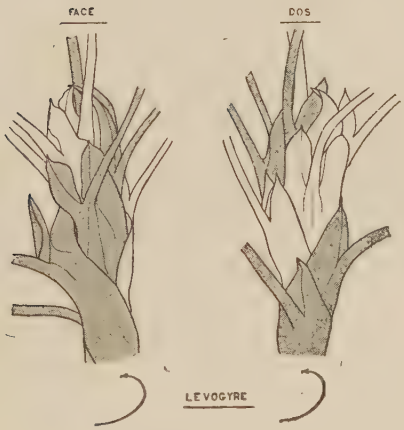


FIG. 20 (en haut) et FIG. 21 (en bas).
(explications dans le texte).

Dans le cas de la plante représentée par la fig. 13, elle a lieu dans le sens des aiguilles d'une montre ; chez la plante de la fig. 14 dans le sens inverse. Nous qualifions la première de *dextrogyre*, la seconde, de *lévogyre*. *Elles sont l'image l'une de l'autre dans un miroir.*

La disposition par paires persiste avec la 5e et la 6e feuille (3e paire), la 7e et la 8e feuille (4e paire) et ainsi de suite jusqu'à la 20e feuille. Entre les pétioles des feuilles de chaque paire, on trouve un angle invariable de 160°.

En numérotant les feuilles successives à partir de la première, on peut faire deux séries : d'une part, les feuilles de rang pair ; d'autre part, les feuilles de rang impair. Chaque paire de feuilles comprend une feuille des deux séries paires et impaires.

On constate que *toutes* les feuilles de la série *impaire* grandissent dans l'angle *extérieur* formé par la paire de feuilles, précédente, à 80° de la feuille impaire immédiatement antérieure. Ainsi la 3e feuille, qui appartient à la 2e paire de feuilles, grandit dans l'angle extérieur de la première paire, à 80° de la première feuille. De même, la 5e feuille, qui appartient à la 3e paire de feuilles, grandit dans l'angle extérieur de la 2e paire, à 80° de la 3e feuille ; et ainsi de suite. Par contre, *toutes* les feuilles de la série *paire* (par exemple la 4e et la 6e feuille) apparaissent dans l'angle *intérieur*, à 80° de la feuille paire antérieure.

Les feuilles d'une même série, à quelque paire de feuilles qu'elles appartiennent, se disposent donc le long de la tige selon une même loi. Il y a deux suites distinctes de feuilles.

Les fig. 20 et 21 le montrent bien.

La fig. 20 reproduit la position de la base du pétiole et des stipules de huit feuilles d'une plante le long de la tige. La fig. 21, celle de neuf feuilles d'une autre plante. Nous y avons ombré la série des feuilles impaires. *On la voit s'élever le long d'une hélice parallèle à une autre hélice constituée par les feuilles paires.*

Les hélices de la fig. 20 sont dextrogyres ; celles de la fig. 21 lévogyres.

Si on étudie de cette manière un grand nombre de plantes, on trouve que 65 % d'entre elles sont lévogyres. Les autres, sont dextrogyres.

On peut résumer ces faits comme suit :

1°) Jusqu'à la 20e, *les feuilles se disposent par paires*, le long de la tige.

2°) Les feuilles de chaque paire font, entre elles, *un angle intérieur constant* de 160°.

3°) *Elles s'insèrent sur la tige suivant deux hélices parallèles.* Une de ces hélices comprend les feuilles de rang pair, l'autre, les feuilles de rang impair, numérotées à partir de la première feuille.

4°) Le long de ces hélices, *chaque feuille successive dévie d'un angle de* 80° *par rapport à celle qui la précède.*

5°) Chez une plante donnée, la déviation a un sens invariable, le long des deux hélices. Elle est ou *dextrogyre*, ou *lévogyre*. Il y a donc deux catégories de plantes, qui sont chacune l'image de l'autre dans un miroir : plantes dextrogyres et plantes lévogyres.

6°) 65 % des plantes sont lévogyres ; 35 %, dextrogyres.

b) Forme des feuilles successives.

L'examen des trois premières feuilles nous a appris qu'elles diffèrent non seulement quant à leurs positions, mais encore quant à la forme de leurs diverses parties : stipules, pétioles, limbes, etc.... Ces parties continuent à changer plus ou moins d'aspect chez les feuilles suivantes.

En particulier, leurs dimensions croissent constamment. La 20e feuille, par exemple, a un pétiole quatre fois plus long que la 3e ; la surface de son limbe est dix fois supérieure, etc...

Toutefois, pareilles mesures ne dépendent pas seulement du rang, le long de la tige, de la feuille qu'on étudie. Elles sont fortement influencées par la qualité de l'éclairage, l'humidité du sol et d'autres facteurs difficiles à préciser. Ainsi, les pétioles s'allongent quand la lumière est faible. Il est facile de fournir deux feuilles, provenant d'une même plante, dont l'une est antérieure à l'autre, et cependant possède un pétiole plus long.

Il n'en est pas de même de la forme du limbe qui offre des variations systématiques précises et continues.

Nous savons déjà que chez les trois premières feuilles, le nombre de folioles change, ainsi que le nombre de dents : le limbe de la première feuille est monofolié ; celui de la seconde également ; mais la troisième est bifoliée ou trifoliée.

A partir de la 4e feuille, le limbe est trifolié presque sans exception (1) (Tableau II).

Quant au nombre de dents, la quatrième feuille a, en moyenne, 5 dents de plus que la troisième, soit une douzaine. La cinquième

(1) Nous prenons l'exemple d'un semis de fruits âgés de 6 mois. Nous avons signalé à propos de la 3e feuille que le nombre de dents d'une feuille déterminée des plantes d'un même lot dépend de l'âge des fruits dont le lot provient (voir Tableau I, p. 46).

Tableau II.

Nombre de dents de :

N° des plants	la 4me feuille				la 5me feuille				la 6me feuille				*Observations*
	G.	M.	D.	Total :	G.	M.	D.	Total :	G.	M.	D.	Total :	
1	3	5	3	11	6	5	5	16	6	7	6	19	G = foliole de gauche
2	2	4	2	8	3	4	4	11	4	5	4	13	
3	4	5	4	13	6	6	5	17	7	8	6	21	M = foliole du milieu
4	4	5	3	12	4	5	5	14	6	7	6	19	
5		7 *	4	11	4	5	4	13	6	7	6	19	D = foliole de droite
6	4	5	5	14	6	7	6	19	6	7	7	20	
7		7 *	3	10	5	6	6	17	6	7	6	19	* = limbe bifolié.
8	4	5	4	13	5	7	4	16	7	7	6	20	
9	2	5	4	11	6	7	6	19	6	7	6	19	
10	4	5	2	11	4	5	5	14	6	7	6	19	
11	4	5	4	13	5	6	5	16	6	7	6	19	
12	4	5	4	13	5	5	4	14	6	7	6	19	
13	4	5	4	13	5	6	4	15	6	7	6	19	
14	2	3	2	7	4	5	4	13	5	6	4	15	
15	5	5	4	14	6	7	5	18	7	7	6	20	
16	4	5	4	13	5	7	7	19	7	8	8	23	
17	4	5	4	13	5	5	4	14	6	7	6	19	
18	3	5	4	12	4	6	4	14	6	7	6	19	
19	4	5	4	13	4	5	4	13	7	7	6	20	
20	3	5	4	12	4	5	4	13	5	7	6	18	

On oriente la feuille la face supérieure ou interne tournée vers l'observateur. Le foliole de gauche est celui qui, dans ces conditions, s'oriente vers la gauche de l'observateur.

feuille élève le nombre moyen à quinze. La sixième le porte à dix-neuf. La septième compte vingt-trois dents ; la huitième, vingt-six ; la neuvième nous donne trente dents ; la dixième, trente deux ; la onzième, trente-six.

Au rythme de deux ou trois dents de plus par feuille, le nombre de quarante dents est franchi aux environs de la quatorzième feuille ; le chiffre de cinquante est atteint à la vingtième. Il n'est guère dépassé (fig. 22, diagr. 1).

Cette augmentation régulière du nombre de dents, d'une feuille à la suivante, a lieu chez toutes les plantes, sans aucune exception, *aussi longtemps qu'elles ont moins de* 20 *feuilles*. Toutefois, on constate des variations individuelles considérables.

Le tableau I, relatif à vingt plantes, montre que, seules, les premières feuilles ont partout le même nombre de cinq dents. Chez les deuxièmes feuilles, on peut trouver 5 ou 6 dents ; l'écart entre le nombre maximum et le nombre minimum de dents est de 1 unité. Il est plus grand chez les 3e feuilles : 4 unités. Chez les quatrièmes feuilles (tableau II) nous trouvons au minimum 7 dents (la plante 14 — tableau II) et au maximum 14 dents (les plantes 5 et 6 — tableau II) soit un écart de 7 unités. Dans la série des cinquièmes feuilles, l'écart se fixe à neuf unités. Il se maintient dans les environs de cette valeur par la suite ; il est de 10 unités, pour la série des sixièmes feuilles ; de 7 unités, pour la série des septièmes feuilles, etc...

Certaines plantes ont systématiquement, à chaque feuille, peu de dents (par ex. les plantes 2 et 14 — tableau II) ; d'autres, au contraire, en ont systématiquement beaucoup (par ex. les plantes 6 et 16 — Tableau II).

La valeur des écarts est le témoignage des différences entre les caractéristiques individuelles des diverses plantes d'un même lot. On voit que ces différences peuvent atteindre jusqu'à 10 *dents et dépasser ainsi la valeur de l'augmentation régulière entre deux feuilles successives d'une même plante* (3 à 5 dents). Leur ampleur explique que, si on étudie par exemple, les neuf premières feuilles d'une vingtaine de plantes, du point de vue du nombre de leurs dents — sans en omettre une seule — on rencontre la plupart des valeurs entières comprises entre 5, nombre de dents de la première feuille, et — disons — 30, nombre de dents moyen de la neuvième feuille (Tableau III).

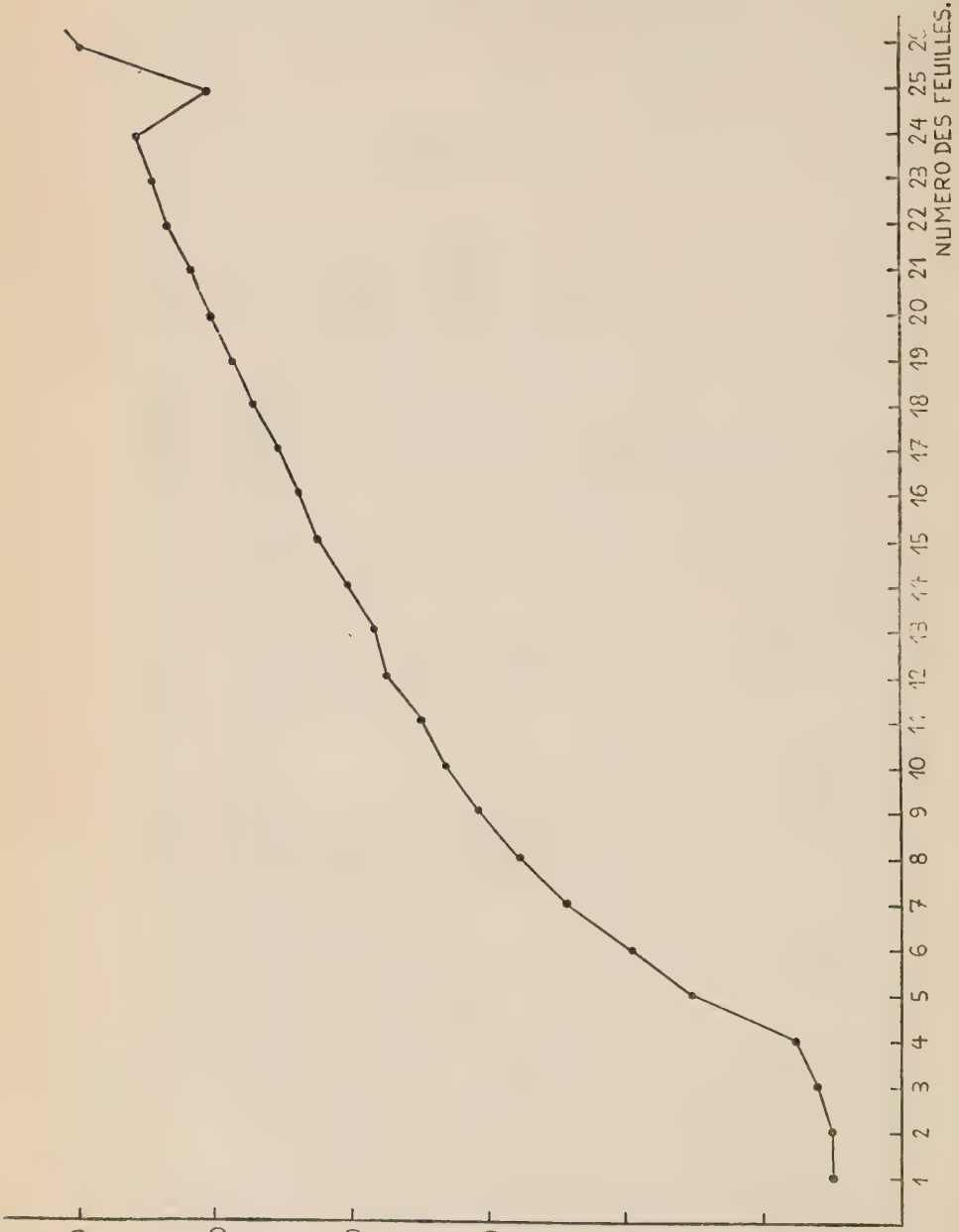


Fig. 22, diagr. 1. : augmentation du nombre de dents de feuille à feuille.

Tableau III.

Fréquence d'un nombre donné de dents chez les 10 premières feuilles de vingt individus.

en abscisse : nombre de dents.

en ordonnée : le rang des feuilles.

Chaque chiffre indique le nombre de feuilles d'un rang donné, ayant un nombre donné de dents.

Rang des feuilles	NOMBRE DE DENTS																															Nombre total de feuilles étudiées
	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.	28.	29.	30.						
1re	20																															20
2me	16	4																														20
3me		3	16				1																									20
4me			1	1			1	4	3	8	2																					20
5me								1		4	5	1	3	2	1	3																20
6me										1		1			1	11	4	1		1												20
7me																2	1	2		2	6	6	1									20
8me																	1			1	2	4	3	5	1	2						19
9me																							1	1		1	8					11
10me																								1	2		3					6
Nombre total des feuilles ayant X dents	36	7	17	1	0	2	5	3	13	7	2	3	2	2	16	6	3	0	4	8	10	5	7	3	3	11						
Valeurs les plus fréquentes.	5		7						13						19						25					30						

Parmi ces valeurs, certaines sont beaucoup plus fréquentes que d'autres. Ainsi, presque toutes les plantes ont à deux reprises des feuilles de 5 dents, à la première et à la deuxième feuille. Mais toutes n'ont pas une feuille de 7 dents ou surtout de 6 dents.

Les nombres les plus fréquents sont : 5 dents (36 feuilles) ; 7 dents (17 feuilles) ; 13 dents (11 feuilles) ; 19 dents (16 feuilles) ; 25 dents (10 feuilles) et 30 dents (13 feuilles). On voit que les valeurs « fréquentes » se suivent périodiquement à partir de la valeur 7. Les valeurs intermédiaires sont rares. Deux d'entre elles n'ont pas été observées : 9 dents et 22 dents (tableau III).

FIG. 23 (à droite).
Répartition symétrique des dents entre les folioles latéraux, dans le cas d'une valeur fréquente du nombre total de dents (13 dents).

FIG. 24 (à gauche).
Répartition asymétrique des dents entre les folioles latéraux, dans le cas d'une valeur peu fréquente du nombre total de dents (12 dents).

Lorsqu'on recense toutes les feuilles trifoliées caractérisées par l'une des valeurs fréquentes, par exemple 13 dents, on constate que, *chez toutes, la répartition des dents entre les trois folioles est la même.*

Ainsi, *toutes* les feuilles de 13 dents ont un foliole médian de 5 dents et deux latéraux de quatre (fig. 23) ; *toutes* les feuilles de 19 dents ont un médian de 7 dents et deux latéraux de six (1) etc... (voir sur le tableau II).

(1) Une exception existe chez les feuilles de 30 dents où il y a deux possibilités.

Le médian a toujours une dent de plus que les latéraux ; ces derniers sont parfaitement symétriques quant au nombre de dents ; s'il existe des différences entre eux, il faut les trouver dans leur surface qui n'est jamais identique (voir par exemple sur la fig. 23) — ou dans le tracé des nervures.

Les valeurs les plus fréquentes semblent correspondre à un équilibre particulièrement stable dans la répartition des dents. On peut représenter la répartition des nombres de dents fréquents (13, 19 ou 25) par les formules simples suivantes :

les latéraux ont le 1/3 du nombre total des dents moins un $\left(L = \frac{N - 1}{3}\right)$ et le médian, le nombre de dents des latéraux plus un $\left(M = \left(\frac{N - 1}{3}\right) + 1\right)$.

On ne constate pas la même régularité si on s'adresse à *des feuilles dont le nombre de dents ne correspond pas à l'une des valeurs « fréquentes ». On y observe des dispositions très instables et rarement symétriques* (fig. 24).

Nous reprenons du Tableau II les chiffres suivants pour les feuilles de 16 dents :

	foliole gauche	foliole médian	foliole droit	Total
Plante 1	6	5	5	16
8	5	7	4	16
11	5	6	5	16

L'instabilité de la répartition est évidente. Les différences entre le nombre de dents des médians et des latéraux sont variables. Elles ne sont pas toutes favorables au médian. Chez *la plante* 1 le médian a moins de dents que le latéral gauche et autant que le latéral droit. Dans les autres cas, le médian a plus de dents que les latéraux : chez *la plante* 11, il y en a un de plus ; chez *la plante* 8, il en a 2 (foliole gauche) ou 3 de plus (foliole droit).

Pareilles variations dans la répartition, d'une part favorable au médian, mais comportant des valeurs excessives, et d'autre part, défavorable au médian, *caractérisent exclusivement les valeurs « peu fréquentes »* du nombre de dents. Sur 276 différences étudiées, nous en trouvons 216 où le médian a plus de dents que les latéraux. Dans 166 cas, il a *une* dent de plus ; ces cas sont partiellement imputables à la répartition des valeurs « fréquentes »

où les différences d'une dent en faveur du médian constituent la règle. Il y a 40 cas où le médian a 2 dents de plus et 10 où il en a 3 : ils proviennent de la répartition des valeurs « peu fréquentes ». Il en va de même de 49 cas où le médian compte le même nombre de dents que les latéraux, et de 11 cas, où il est défavorisé.

Les exemples fournis plus hauts, relatifs aux feuilles de 16 dents, montrent aussi que, dans la répartition des valeurs « peu fréquentes », les latéraux peuvent être dissemblables.

La différence entre les latéraux est souvent d'une dent. Elle peut valoir plus rarement 2 ou 3 dents. Elle ne dépasse pas deux dents, si on s'adresse à l'une des huit premières feuilles, et 3 dents par la suite.

Ainsi, la répartition des dents entre les folioles ne consiste jamais à faire trois parts égales.

1°) *Lorsqu'il s'agit de répartir des valeurs « fréquentes »*, le médian a toujours 1 dent de plus que les latéraux ; ceux-ci ont, l'un et l'autre, le même nombre de dents. *La répartition est stable.*

2°) *Elle est par contre instable, lorsqu'il s'agit de valeurs « peu fréquentes »*. Dans ces cas, le médian a 1, 2 ou 3 dents de plus qu'un des latéraux ; parfois même, il est défavorisé. Quant aux latéraux, ils ont souvent un nombre de dents différent l'un de l'autre, même lorsque la symétrie est possible [par exemple, dans certains cas de onze dents (plantes 9 et 10 — 4e feuille — Tableau II), on trouve 5 dents au médian, 2 et 4 dents chez les latéraux — bien qu'une répartition symétrique de 3 dents par foliole latéral est, dans ce cas, possible].

Quoique faibles et relativement rares, les différences entre les latéraux ont un intérêt particulier.

Si on considère toutes les feuilles trifoliées d'une plante déterminée, de la quatrième à la dixième, on constate souvent que ces différences sont systématiquement en faveur de l'un des folioles latéraux ; par exemple, dans le cas de la plante 3 du tableau IV, la répartition est toujours en faveur du foliole gauche.

On trouve une disposition analogue chez les plantes 1, 5, 13, 14, 15 et 17, tandis que chez les plantes 7, 11 et 16, c'est l'inverse : la différence entre les latéraux est systématiquement en faveur du latéral droit. Chez les autres plantes du tableau IV, la répartition est parfois en faveur du latéral droit, parfois du

TABLEAU IV.

Valeur des différences en faveur d'un des folioles latéraux, chez diverses plantes.

(exprimées en nombre de dents, comptées et additionnées de la 4e à la 10e feuille).

N° des plantes	Valeur de la différence en faveur du foliole :	
	gauche	droit
1	6	0
2	3	2
3	7	0
4	3	3
5	3	1
8	3	1
9	4	2
10	5	2
12	2	2
13	4	0
14	4	0
15	3	0
17	5	0
18	5	1
19	3	1
Total	60	15

Plantes Levogyres.

N° des plantes	Valeur de la différence en faveur du foliole :	
	gauche	droit
6	2	5
7	0	3
11	0	2
16	0	6
20	1	2
Total	3	18

Plantes Dextrogyres.

latéral gauche, selon les feuilles. On remarque toutefois, en additionnant d'une part les différences en faveur du latéral droit et, d'autre part, celles en faveur du latéral gauche, que, chez les plantes 2, 8, 9, 10, 18 et 19, le latéral gauche est nettement plus avantagé. Alors qu'on observe jusqu'à cinq dents en sa faveur, on n'en trouve jamais plus de deux en faveur du latéral droit.

C'est le contraire chez les plantes 6 et 20. Chez les plantes 4 et 12, on arrive, par cette méthode, à une égalité.

En confrontant ces constatations avec celles relatives à l'existence de plantes dextrogyres et lévogyres, on remarque que chez *les plantes lévogyres le foliole gauche l'emporte systématiquement sur le foliole droit, ou bien il existe, par addition, un avantage net en faveur du foliole gauche. C'est l'inverse chez les plantes dextrogyres* (Tableau V).

Tableau V.

Fréquence d'une différence de valeur donnée entre les deux folioles latéraux, comptée de la 4e à la 10me feuille.

(en nombre de cas, sur un total déterminé).

Valeur de la différence (nombre de dents)	Nombre des cas		Nombre des cas	
	en faveur du foliole droit	en faveur du foliole gauche	en faveur du foliole droit	en faveur du foliole gauche
0	7	0	0	3
1	3	0	0	1
2	4	1	2	1
3	1	6	1	0
4	0	3	0	0
5	0	3	1	0
6	0	1	1	0
7	0	1	0	0
Nombre total des cas	15	15	5	5
	Plantes Levogyres		Plantes Dextrogyres	

Tableau VI.

Fréquence d'une différence de valeur donnée entre les deux folioles latéraux, comptée de la 10me à la 20me feuille (en %).

Valeur de la différence (nombre de dents)	en faveur du foliole droit	en faveur du foliole gauche	en faveur du foliole droit	en faveur du foliole gauche
1	85	8	0	62
2	0	8	28	13
3	0	24	20	19
4	15	20	15	6
5	0	8	15	0
6	0	12	15	0
7	0	12	7	0
8	0	4	0	0
9	0	0	0	0
	Lévogyres		Dextrogyres	

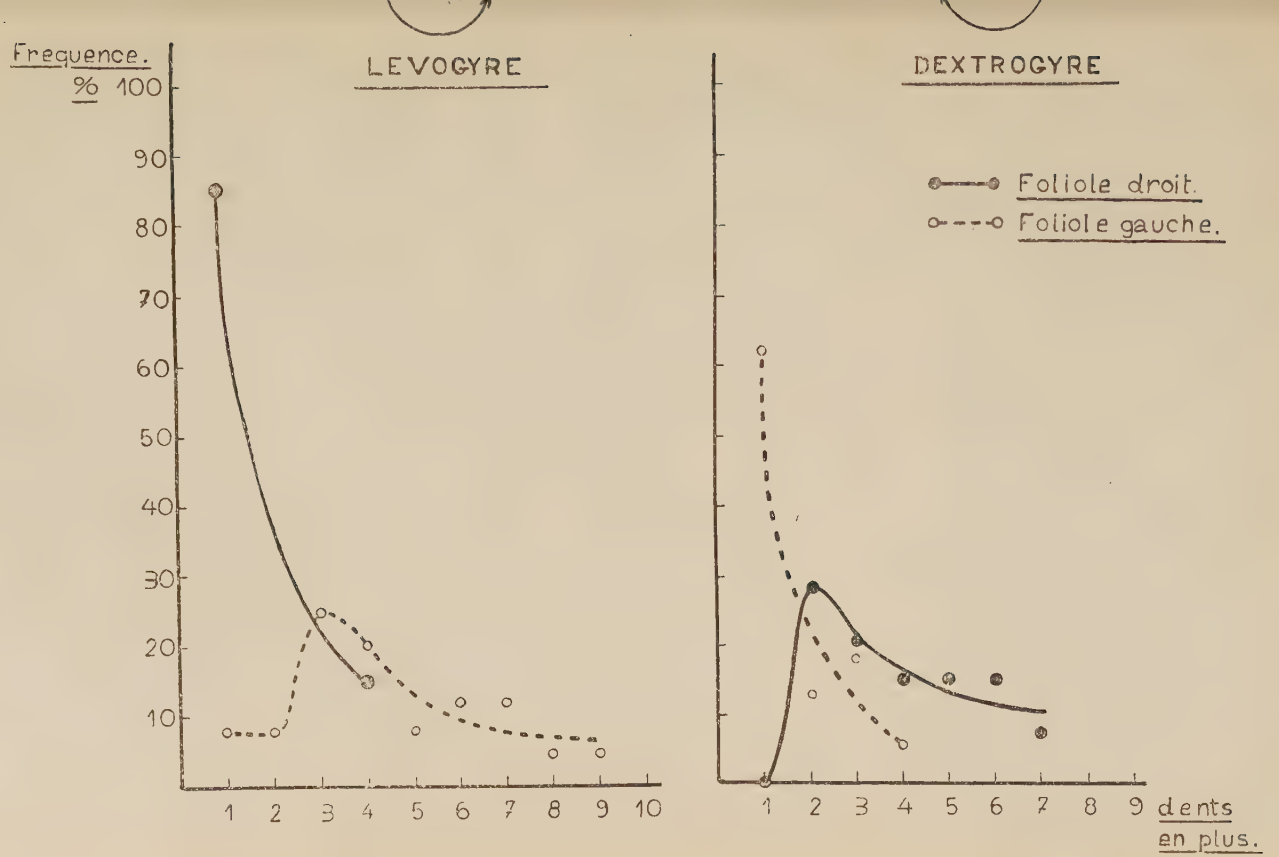


FIG. 25, diagramme 2 (à gauche) et 3 (à droite).

Fréquence (en ordonnée) d'une différence déterminée (en abscisse) en faveur du foliole latéral droit (• •) ou du foliole latéral gauche (o-------o), selon qu'on s'adresse à des plantes levogyres (diagr. 2) ou à des plantes dextrogyres (diagr. 3). On voit que le foliole gauche des plantes lévogyres se comporte comme le foliole droit des plantes dextrogyres, et inversement.

Nous avons étudié un grand nombre de plantes de cette façon. Le tableau VI concerne une série différente de celle dont nous venons de parler ; il conduit aux mêmes conclusions (diagr. 2 et 3, fig. 25).

Il n'y a pas de doute possible : *Le sens de la déviation des feuilles successives, tel qu'il ressort de l'étude de leurs positions, les unes par rapport aux autres, le long de deux hélices parallèles, se marque dans la répartition des dents entre les folioles des feuilles trifoliées.* Le foliole tourné dans le sens de la déviation des feuilles est avantagé lors de la répartition des valeurs instables : c'est le foliole droit, chez les plantes dextrogyres, le foliole gauche, chez les plantes lévogyres.

Résumé.

Nous venons d'étudier la forme des limbes des feuilles successives. Nous avons montré :

1° que *chez chaque plante, le nombre de dents qui découpent les bords du limbe augmente d'une façon continue, de feuille à feuille, parallèlement à l'âge de la plante.* Le limbe, d'abord monofolié à la 1re et à la 2e feuille, devient bifolié, puis trifolié à partir de la 4e feuille.

2° Chez les limbes trifoliés, certaines valeurs du nombre de dents se répartissent entre les 3 folioles suivant un modèle invariable d'une plante à l'autre (valeurs stables) ; tandis que d'autres ont au contraire une répartition très variable (valeurs instables). Dans le 1er cas, les 2 folioles latéraux (gauche et droit) ont toujours le même nombre de dents ; dans le 2e cas, les folioles latéraux n'ont pas toujours le même nombre de dents.

3° *Il y a un rapport étroit entre la répartition inégale des dents entre les folioles latéraux et le sens de la déviation lévogyre ou dextrogyre des feuilles. Le foliole tourné dans le sens de la déviation des feuilles est toujours avantagé.*

Il s'en suit que l'augmentation, avec l'âge de la plante, du nombre de dents des feuilles d'une part, et le sens de leur déviation d'autre part, apparaissent comme deux phénomènes étroitement associés *dans le fonctionnement du méristème de la tige.*

L'augmentation du nombre de dents de feuille à feuille est un

processus *constant, méristématique, tout à fait général. Il permet d'estimer l'âge approximatif* d'une plante donnée (1), qui a été cultivée selon les méthodes ordinaires. On peut dire : la dernière feuille de cette plante a autant de dents ; au lieu de dire : cette plante a tel âge.

D'après le nombre de dents d'une feuille donnée, on peut connaître approximativement *le rang de cette feuille.* On sait par exemple qu'une feuille de 30 dents est à peu près la neuvième.

Le méristème est d'autant plus âgé qu'il fait des feuilles munies de plus de dents, tout au moins jusqu'à la vingtième feuille.

c) Les stolons.

Pendant que les feuilles apparaissent le long de la tige dans l'ordre et avec la forme que nous avons décrits, on voit grandir verticalement un organe allongé à l'aisselle de l'une d'entre elles, généralement la 10e (fig. 19, p. 48 ; on a volontairement omis cet organe sur les fig. 20 et 21). C'est une tige secondaire, appelée dans le langage courant « le filet », qui s'affaisse progressivement et rampe à la surface du sol. Elle est terminée par un bourgeon. Sa face supérieure, tournée vers la lumière est parfois d'un vert-rougeâtre, parfois plus nettement rouge ; la face inférieure, tournée vers le sol est vert-jaunâtre ou verdâtre. Le filet porte vers le milieu une feuille réduite en forme d'écaille couvrant un bourgeon axillaire qui, presque toujours, donne naissance à un nouveau filet. Les conditions de lumière, d'humidité, etc... influencent fortement sa longueur. De Lambertye écrit que les « touffes de fraisiers, largement espacées, produiront des coulants (des filets) trapus, rustiques, tandis que ceux qui proviennent de touffes plus rapprochées... sont affaiblis, étiolés. »

En somme, le filet (ou coulant) est un rameau qui se développe à partir d'un bourgeon axillaire. Les deux premiers entre-nœuds s'allongent fortement ; les entrenœuds suivants restent courts et déterminent l'aspect caractéristique de l'extrémité du filet, extrémité qui a la forme d'un bourgeon. Les feuilles de ce bourgeon croissent rapidement et constituent une rosette qui s'enracine en un « plant » pouvant servir à la propagation. L'aspect du

(1) A condition de se référer à des cultures provenant d'un semis de graines de même âge. Dans le cas des plantes que nous avons décrites, ces graines ont quelques mois.

plant est analogue à celui d'une jeune plante obtenue par semis (fig. 26). Les feuilles se disposent par paires autour de la tige. A l'aisselle de la première feuille (1), se trouve un bourgeon axillaire qui grandit en un filet secondaire.

L'ensemble du « filet » et du « plant » ainsi que des organes qui apparaissent par la suite, constitue « le stolon ». La plante qui donne naissance à des stolons est leur « plante mère ».

FIG. 29.

Jeune plant à l'extrémité du filet, dont on distingue la fin du 1er entrenœud et le 2e entrenœud allongé. Dans le plant, les entrenœuds sont courts.
A la base du plant, on distingue 2 ébauches de racines.

Le moment où la plante mère fait son premier stolon varie. Parfois, on trouve ce stolon à l'aisselle de la 8e feuille ; parfois même, de la 7e ; plus généralement, à l'aisselle de la 10e feuille ou des trois ou quatre feuilles suivantes (Tableau VII).

Lorsque le premier stolon croît à l'aisselle de la 8e feuille, il est évidemment en contact avec une plante mère plus jeune que lorsqu'il grandit à la 14e feuille. C'est ainsi que la plante mère nº 10 du Tabeau VII est munie de feuilles de 30 dents au moment de la croissance de son premier stolon, tandis que la plante mère nº 16 en a plus de 40.

Après que le premier stolon a fait son apparition, il en grandit régulièrement un à l'aisselle de chaque nouvelle feuille de la

(1) Cette première feuille du plant est la deuxième que l'on rencontre en parcourant le filet à partir de la plante-mère.

plante-mère. On rencontre bien de ci de là, une lacune, mais c'est exceptionnel. La plante n° 10, par exemple, met à notre disposition, toute une série de stolons qui apparaissent à l'aisselle de la 8e, de la 9e, de la 10e, de la 11e... de la 15e... de la 20e feuille. Chacun de ces stolons se forme sur la plante à mesure qu'elle devient de plus en plus âgée.

TABLEAU VII.

Moment de l'apparition du premier stolon.

Série a (*) 1948 N° des plantes	Rang de la feuille qui correspond au 1er stolon	Nombre de dents de cette feuille
1	10me	32
4	10me	31
6	8me	29
9	10me	31
10	8me	27
Série b (1949) N° des plantes		
11	12me	35
12 (**)	?	?
13	13me	37
14	12me	34
15	13me	30
16	14me	44
17	10me	36
18	13me	36
19	11me	33
20	11me	31

(*) Cette série comprend 10 plants. Chez cinq plants non cités, on n'a pas surveillé l'arrivée des stolons.

(**) Le premier stolon n'est pas encore apparu bien que cette plante ait 15 feuilles. Nous avons parfois trouvé dans nos semis des exemples de plantes sans stolons.

Lorsqu'on s'adresse aux stolons issus de l'aisselle de la 10e, de la 11e, ou de la 12e feuille, qui ont de 30 à 37 dents, on trouve des plants (diagr. 4, fig. 27 et Tableau VIII) ayant une première feuille réduite de trois dents (en moyenne) ; la 2e feuille de ces plants est trifoliée : elle a 18 dents ; la 3e en a 26. Ce dernier chiffre est proche du nombre de dents de la 10e feuille de la plante-mère. La progression est rapide. Elle est plus rapide encore, si on s'adresse à des plants issus de l'aisselle de la 14e ou

Tableau VIII.

Rapport entre l'âge de la plante-mère et la forme des feuilles des plants qui croissent à son contact.

Rang (sur la plante-mère) des feuilles à l'aisselle desquelles grandissent les stolons	Nombre de dents de ces feuilles (moyennes)	Nombre de dents des premières feuilles du premier plant formé le long du filet (moyennes sur 10 plants)		
		1re feuille	2me feuille	3me feuille
de la 10e à la 12e feuille	34	3	18	26
13me	35	3	19	27
la 14me et la 15me	38	4	22	33
16me	44	4	25	39
20me	52	7	29	43

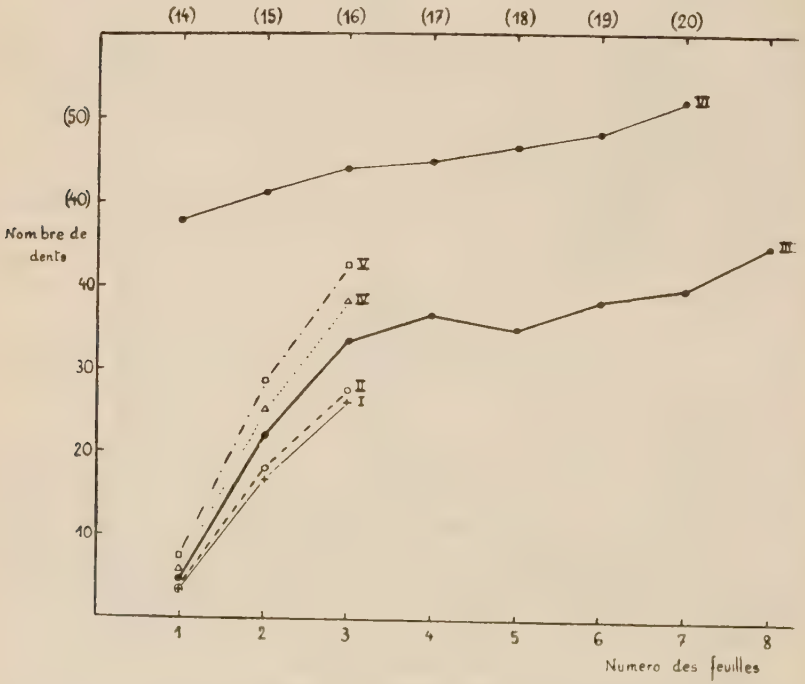


Fig. 27, diagramme 4.

Nombre de dents de feuilles successives de divers plants croissant au contact d'une plante mère de plus en plus âgée.

I. — Plante mère de 10 à 12 feuilles.
II. — Plante mère de 13 feuilles.
III. — Plante mère de 14 à 15 feuilles.
IV. — Plante mère de 16 feuilles.
V. — Plante mère de 20 feuilles.

La courbe VI représente l'augmentation du nombre de dents d'une plante mère de la 14e à la 20e feuille. On peut la comparer avec la courbe III qui concerne l'augmentation du nombre de dents chez un plant ayant grandi au contact d'une plante mère de même âge (de 14 à 15 feuilles).

de la 15e feuille de la plante-mère (de 35 à 45 dents). Dans ces cas, il y a en moyenne 4 dents à la 1re feuille du plant, 22 à la 2e, 33 à la 3e.

Si on s'adresse enfin à des stolons provenant de l'aisselle de la 20e feuille, de plus de 50 dents, on trouve que la première feuille du plant a en moyenne 7 dents, la 2e 29, la 3e 43.

Ainsi, au fur et à mesure qu'elle est plus âgée, la plante-mère produit des plants qui atteignent en trois feuilles un nombre de dents de plus en plus élevé.

Ces observations peuvent être résumées comme suit :

1° La plante émet pour la première fois des stolons, lorsqu'elle a fait une dizaine de feuilles.

2° Ces stolons donnent naissance à des « plants ». Les feuilles de ces plants se disposent comme le font celles d'une plante-mère.

3° Elles acquièrent très rapidement un nombre de dents voisin de celui de la plante-mère.

4° L'âge de la plante-mère se marque dans la courbe du nombre de dents des plants qui grandissent à son contact (diagr. 4, fig. 27).

CHAPITRE III

LA PLANTE DE PLUS DE 20 FEUILLES

Lorsque la 20e feuille (une cinquantaine de dents) grandit, des transformations profondes s'opèrent. Elles correspondent au stade physiologique qui prépare la floraison.

A) La préparation de la floraison ou préfloraison. (1)

Comme nous le savons déjà, le niveau du nombre de dents a atteint 50 à 55 unités aux environs de la 20e feuille, par des augmentations continues et régulières de feuille en feuille. A ce moment là, *pour la première fois*, chez la plupart des individus, *le nombre de dents diminue* (diagr. 1 ; fig. 22).

Le tableau IX montre que, sur une série de 10 plantes, deux seulement, les plantes n° 2 et 9, ne subissent pas cette diminution. Toutes les autres plantes ont, à la 21e feuille, 1 à 7 dents de moins qu'à la 20e. En moyenne, il y a 49 dents à la 21e feuille contre 52 à la 20e.

Ce recul est provisoire. La 22e feuille à elle seule le corrige largement en sautant brusquement jusqu'à 57 dents en moyenne ; certaines plantes (par ex. la plante n° 3) montrent 14 dents de plus. La courbe augmente ensuite lentement, atteignant 63 dents à la 24e feuille.

Un changement radical de l'aspect de la plante se produit alors. La tige du fraisier, qui a formé les feuilles dont nous avons parlé et qui ne s'est pas allongée considérablement, s'est constituée grâce au fonctionnement d'un seul méristème apical. C'est ce méristème qui a déterminé l'allure caractéristique en une rosette foliaire unique de la plante-mère. Or, à présent, on constate que certains rameaux aisselliers deviennent non plus des stolons qui s'allongent considérablement, mais bien des tiges secon-

(1) Nous avons repris ce terme dans Bouillenne et Demaret, 1935.

Fig. 28*a*.

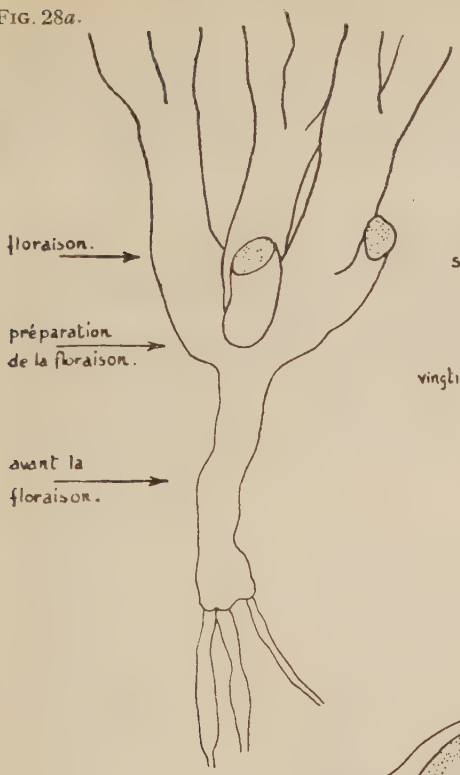


Fig. 28*b*.

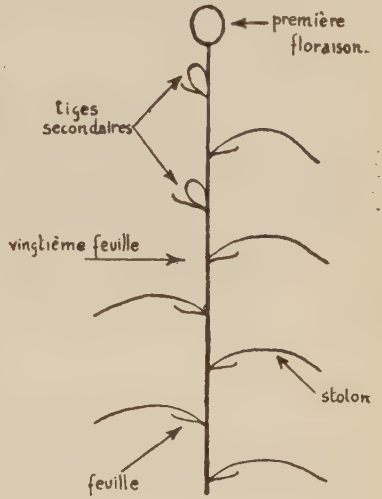


Fig. 29. →

Fig. 28 *a* et *b*.

Apparition des tiges secondaires dressées sur la tige principale au moment de la préparation de la floraison.

Les faits sont schématisés en *b*, à droite.

Fig 29.

Plage des dents du limbe qui rougit lors de la préparation de la floraison (en *a*)

daires dressées dont l'allongement est faible (fig. 28). Celles-ci se développent à partir des bourgeons axillaires de certaines feuilles au delà de la 20e. Elles étalent leurs propres feuilles en de nouvelles rosettes qui se mêlent à la rosette de la tige principale. La plante-mère se ramifie.

TABLEAU IX.

Nombre de dents des feuilles d'une dizaine de plantes-mères de la 20e à la 24e feuille.

N° des plants.	20me	21me	22me	23me	24me
1	59	53	64	70	58
2	47	49	51	52	58
3	50	47	61	70	66
4	56	53	59	63	?
5	51	50	54	60	69
6	58	51	61	68	73
7	53	50	55	56	65
8	50	46	53	56	61
9	49	49	61	68	63
10	50	45	52	52	59
Moyenne	52	49	57	61	63

La première feuille de chacune de ces rosettes secondaires est réduite comme la première feuille d'un plant ; généralement (quoique pas toujours), elle porte un nombre de dents un peu plus élevé que la dizaine, chiffre qui caractérise parfois aussi la première feuille des plants. Les feuilles suivantes sont trifoliées, mais elles comptent d'abord moins de dents que celles de la tige principale (tout au moins les premières d'entre elles). Toutefois, au fur et à mesure de leur croissance, l'aspect des tiges secondaires se rapproche lentement de celui de la tige principale jusqu'à devenir identique. Les tiges secondaires émettent des racines à leur base, surtout si, à la suite des transplantations de la plante, elles sont au contact du sol.

Les modifications que nous venons de décrire s'accompagnent d'un *changement de couleur* affectant les extrémités des dents des feuilles. Chez les jeunes plantes de 10 à 15 feuilles, on trouve dans les dents un certain nombre de cellules incolores, non chlorophylliennes. Lorsqu'on approche de la 20e feuille, ces cellules rougissent au moment de l'étalement du limbe. A la 20e feuille et aux feuilles suivantes, ce rougissement est plus intense. La

coloration rouge se manifeste déjà dans les dents pendant la croissance des feuilles (fig. 29 en a). Elle affecte non seulement les feuilles de la tige principale, mais aussi les feuilles des tiges secondaires et des plants en contact avec la plante-mère.

En résumé, nous constatons à partir de la 20e feuille, lorsqu'il y a une cinquantaine de dents, que certains bourgeons axillaires cessent de grandir en stolons et se développent en une tige secondaire dressée analogue à la tige primaire. La plante se ramifie en un bouquet de tiges courtes. Le nombre de dents des feuilles de la tige principale subit pour la première fois une chute légère. Enfin, pour la première fois, une plage de cellules, située dans les dents des feuilles qui viennent de s'étaler, rougit.

Ces signes annoncent la floraison.

Ainsi, il apparaît que :

Le nombre de dents des dernières feuilles d'une plante n'indique pas seulement le rang de ces feuilles, l'âge du méristème qui les a construites ; il est un indice de *l'état d'avancement du développement*. Le premier recul du nombre de dents coïncide avec la préparation de la floraison et le praticien peut se fier à cette indication. Il peut dire : « le développement de cette plante est peu avancé ; sa dernière feuille a 30 dents », ou encore : « *cette plante va fleurir ; ses feuilles ont aux environs de* 50 *dents et on constate une chute dans le nombre de dents des feuilles* qui viennent de se déployer ».

B) Le passage a l'état sexué : la floraison.

La première fleur qui se présente peut apparaître au hasard, soit à l'extrémité de la tige principale, soit à l'extrémité d'une tige secondaire, soit même à l'extrémité de la tige d'un plant en contact avec la plante-mère, bien que, le plus généralement, c'est la tige principale qui la fournit.

Jusque là, les entrenœuds des tiges sont restés courts (1 à 2 mm.), exceptés ceux qui constituent les filets. Brusquement le dernier entrenœud de l'une des tiges (puis bientôt des autres) s'allonge fortement, atteignant plusieurs centimètres de haut. Il porte à son extrémité supérieure une feuille qui cache dans ses stipules le pédoncule d'un bouton floral. Ce bouton floral est dans le prolongement de la tige ; le caractère acrocarpe de celle-ci est nettement marqué. Le pédoncule floral s'allonge considérablement par la suite.

L'entrenœud allongé, la feuille insérée au nœud supérieur, son bourgeon axillaire, le pédoncule floral terminal, constituent ensemble, selon la terminologie des praticiens, *la hampe florale* (1) du fraisier des quatre-saisons.

Généralement les hampes florales apparaissent à la fois sur plusieurs tiges de la plante-mère et sur les plants.

Le schéma de la fig. 30 représente la disposition de quelques stolons autour de leur plante-mère, au moment de la floraison de cette dernière.

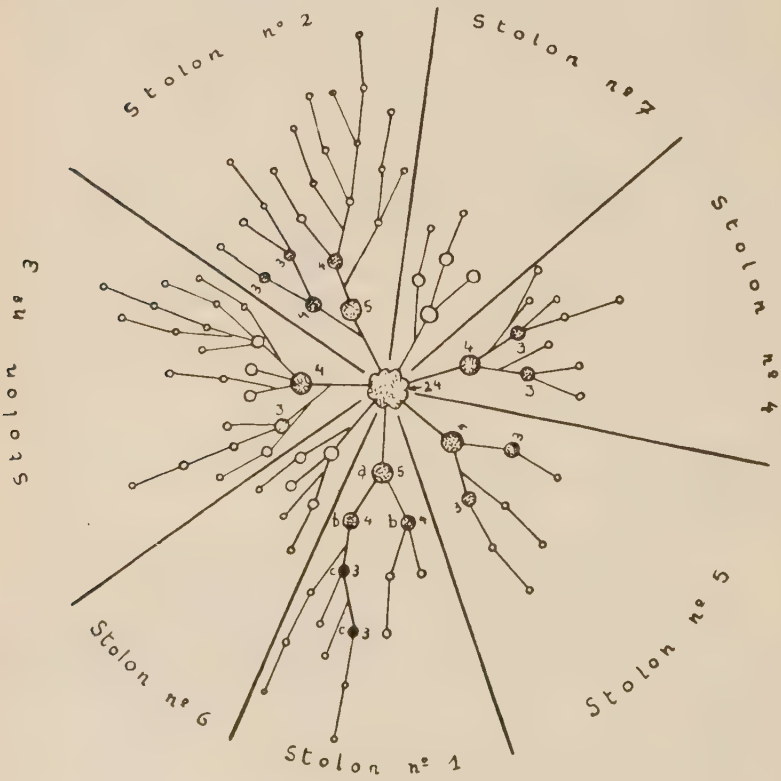


FIG. 30.

Exemple de floraison des plants en même temps que la plante mère avec laquelle ils sont en contact.

Les plants en fleurs sont en pointillé. Le chiffre indique le nombre de leurs feuilles.

(1) Cette expression est utilisée par M. et J. VERCIER et par DE LAMBERTYE dans leurs traités.

Le plus ancien est le stolon nº 1. Le premier plant de ce stolon (plant a, le plus près de la plante-mère) vient de fleurir ; il porte cinq feuilles étalées. Les deuxièmes plants du même stolon, les plants b, plus jeunes, terminent des stolons secondaires partant du plant a ; ils sont en train de fleurir aussi et portent quatre feuilles. Les plants c, plus jeunes encore, font de même ; ils ont trois feuilles. Les autres plants ont moins de trois feuilles et ne sont pas encore en fleur. On note un phénomène analogue le long des stolons nos 2, 3, 4 et 5 et de leurs ramifications. Le plus jeune stolon est le stolon nº 7 ; son premier plant n'a pas trois feuilles : il ne fleurit pas encore, pas plus que le premier plant du stolon nº 6, l'avant-dernier stolon.

Tous les plants munis de plus de trois feuilles fleurissent à peu près en même temps que la plante-mère, à un ou deux jours près.

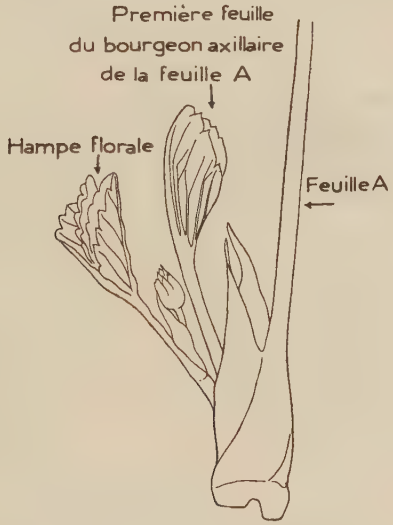


Fig. 31.
(explications dans le texte).

Les tiges de la plante (plante-mère et stolon) se trouvent donc en même temps dans des conditions favorables à la formation de hampes florales. Une tendance à faire des hampes florales se manifeste brusquement partout, comme si *un stimulus floral* se propageait au même moment dans toute la plante.

La floraison est loin de mettre un terme à la croissance : de nombreux rameaux porteurs de feuilles continuent à se former à

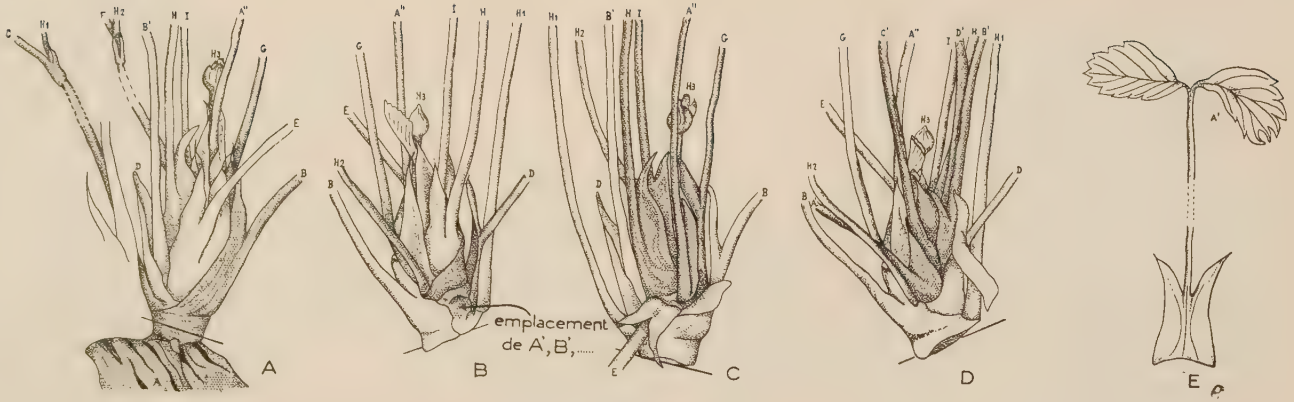


FIG. 32.

Dissection du complexe des tiges chez une plante sexuée du fraisier des quatre-saisons.

En A la tige I est pointillée ainsi que les stipules et la base des pétioles des feuilles qui s'y insèrent.
En B, c'est la tige III.
En C, c'est la tige IV.
En D, le pointillé concerne une ramification dressée qui s'est développée à l'aisselle de la feuille D.
En E, on voit l'aspect de la feuille A'.
(Explication dans le texte.)

partir des bourgeons axillaires. La plante-mère devient de plus en plus volumineuse.

Déjà pendant la croissance de la première hampe florale, le bourgeon situé à sa base se développe (fig. 31). Il construit un rameau dressé le long duquel se disposent tout au plus trois à quatre feuilles. Les premiers entrenœuds de ce rameau sont courts (de 1 à 2 mm. de long) ; le dernier s'allonge fortement. Il porte une feuille dont les stipules renferment un pédoncule floral, terminant la ramification. L'ensemble de l'entrenœud allongé et des organes qui s'y rattachent constitue une nouvelle hampe florale.

Les bourgeons insérés à l'aisselle des feuilles basillaires du rameau qui vient d'être décrit se développent immédiatement mais de façons différentes selon leur niveau. Celui du premier nœud donne souvent un stolon tandis que les autres bourgeons grandissent en de nouvelles ramifications dressées qui, toutes, après avoir fait quelques feuilles (2 ou 3), séparées par des entrenœuds très courts, se termineront en une hampe (entrenœud allongé surmonté d'un pédoncule floral).

De ces dernières ramifications, partiront à leur tour des ramifications analogues, acrocarpes, qui elles-mêmes se ramifieront, etc.

La plante-mère devient un bouquet de tiges, de plus en plus touffu, ramifications les unes des autres, qui portent quelques feuilles et se terminent chacune par une hampe florale. La floraison peut se poursuivre ainsi plusieurs années durant.

C) La disposition et le nombre de dents des feuilles formées (après la 25e) au cours de la période sexuée.

Examinons maintenant de plus près l'aspect des touffes de fraisiers adultes qui fleurissent depuis quelques semaines ou quelques mois. La complication de ces touffes rend singulièrement difficile l'étude de l'orientation des feuilles les unes par rapport aux autres : il faut procéder par dissection (suivre sur les fig. 32, a, b,... etc...).

La base de la fig. 32 (A) représente une feuille vieille et déchirée dont le numéro d'ordre est certainement supérieur à 25 ; elle fait partie d'une plante depuis longtemps sexuée et elle s'insère sur une tige (I) en pointillé. Sur le dessin, nous avons retourné la vieille feuille afin de distinguer clairement la région supérieure de la tige (I). Le long de la tige (I), s'insère une feuille (B), située à la base d'une hampe florale (H. 1) qui termine la tige (I) et porte la feuille (C), dernière feuille trifoliée de la tige (I).

La feuille(C) est disposée de façon que le médian de sa trace foliaire s'insère sur la face de la tige (I) opposée à la feuille (B). La hampe (H. 1) a été déportée sur le côté à la suite de la poussée du bourgeon auxillaire de la feuille (B) qui a construit une tige (III) (en pointillé sur la fig. 32 B) constituant ainsi un rameau de la tige (I).

La disposition des feuilles le long de la tige (III) est plus ou moins analogue à celle que nous venons de décrire, à propos de la tige (I). La première feuille de la tige (III) est la feuille (D). On peut situer son pétiole par rapport à celui de la feuille (B) appartenant à la tige (I) ; en projection horizontale, ces pétioles font entre eux un angle voisin de 90°. On trouve ensuite, le long de la tige (III), la feuille (E) dont le pétiole fait avec celui de la feuille (D), en projection horizontale, un angle un peu plus grand que 90°. L'entrenœud entre l'insertion de (D) et de (E) est court. L'entrenœud suivant est long et appartient à la hampe florale (H. 2) qui termine la tige (III). Le médian de la trace foliaire de la feuille (F) insérée sur cette hampe se dispose sur la face de la tige (III) opposée à la feuille (E). Le bourgeon aissellier de la feuille (E) a construit à son tour une jeune tige (IV) dont la croissance a déporté la hampe (H. 2)sur le côté, et qui comprend, comme les tiges (I) et (III), diverses feuilles (en pointillé sur la fig. 32 C).

Les feuilles de la jeune tige (IV) se disposent comme suit : on trouve à la base, la feuille (G) que nous pouvons situer par rapport à la feuille (E) appartenant à la tige (III) ; ces deux feuilles font entre elles, en projection horizontale, un angle d'environ 90°. Vient ensuite la feuille (H) opposée à la feuille (G) (la projection horizontale des pétioles étant à peu près en ligne droite) ; puis, la feuille (I). La projection horizontale du pétiole de cette dernière feuille fait un angle d'une cinquantaine de degrés avec celle du pétiole de la feuille (H). A son aisselle, pousse actuellement la hampe florale (H. 3) terminant la ramification (IV) issue du bourgeon de la feuille (E).

Comme on le voit, il est difficile de trouver une règle simple relatant correctement la disposition des feuilles : cette disposition est quelque peu variable.

Si l'orientation des feuilles a été précisée assez facilement sur les plantes au stade végétatif, nous ne pouvons pas affirmer qu'elle s'est conservée avec les mêmes caractéristiques au stade sexuel. On se rend compte qu'il y a des modifications mais il n'est pas possible de s'en faire une idée précise, même après avoir étudié cette question à part.

Quant au nombre de dents qui découpent le bord des limbes, il fluctue légèrement autour d'une valeur voisine de 52 dents. La feuille (B) en a 56 ; la feuille (E) 51 ; la feuille (F) 55, etc.

Dans quelques cas, la plante sexuée présente pourtant des feuilles moins dentées.

1) On trouve ces feuilles sur les ramifications dressées, non sto-

loniformes de la plante-mère sexuée, surtout lorsqu'elles proviennent d'un bourgeon qui n'est pas situé à la base d'une hampe florale. Ainsi, dans la ramification issue du bourgeon aissellier de la feuille (D) (en pointillé sur la fig. 32 D), la première feuille (A') a un limbe incomplet : 23 dents (fig. 32 E). Les feuilles insérées au 2e et au 3e nœud sont progressivement plus normales ; ce sont les feuilles (B') et (C'), de 47 et 51 dents.

2) On trouve aussi des feuilles réduites (moins de 50 dents) le long des stolons qui grandissent à partir de certains bourgeons axillaires (voir p. 75). Il y a, dans ce cas, une première feuille réduite le long du filet, puis une seconde, enveloppant le bourgeon terminal qui se développe verticalement en formant un plant. Dans la série de plants du Tableau X, le nombre de dents moyen de la 1re feuille des plants est de 5 dents. La seconde a 32 dents ; la troisième, 44. Après la 3e feuille, la tige dressée des plants se continue par une hampe. La feuille insérée sur cette hampe est la quatrième feuille de la tige principale (1) et elle compte 35 dents en moyenne. Ses stipules renferment le pédoncule floral qui termine la tige acrocarpe. On voit que les plants fleurissent généralement sans posséder la moindre feuille découpée par 50 dents (diagr. 5, fig. 33).

TABLEAU X.

Nombre de dents des feuilles successives des plants en contact avec une plante-mère en fleur.

N° des plants	Tige principale du plant				1re ramification			
	1re f.	2e f.	3e f.	4e f. (hampe florale)	5e f.	6e f.	7e f.	8e f. (hampe florale)
1	5	29	46	(41)	32	41	46	(34)
2	5	32	44	(25)	41	43	44	(37)
3	4	33	44	(30)	33	44	47	(33)
4	5	34	45	(36)	41	42	48	(30)
5	5	32	43	(32)	34	42	45	(25)
6	5	32	43	(33)	35	41	45	(36)
7	4	34	48	(48)	32	45	49	(33)
8	5	35	50	(35)	40	47	46	(32)
9	4	25	38	(26)	30	39	44	(36)
10	8	35	43	(39)	34	44	44	(10)

(1) Nous appelons cette tige : tige principale du plant, mais elle est évidemment une ramification de la plante-mère.

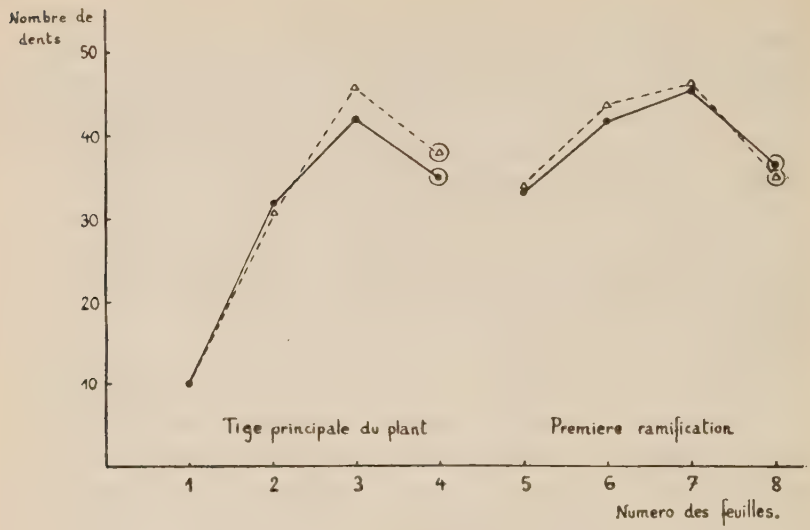


FIG. 33, diagramme 5.

Nombre de dents des feuilles successives de deux plants en contact avec une plante mère en fleurs. Les feuilles insérées sur une hampe florale sont entourées d'un rond.

Du 1er et du 2e nœud de la tige principale des plants, partent de nouveaux stolons qui forment à leur tour chacun un plant, tandis qu'à la base de la hampe florale (3e nœud de la tige principale) pousse une ramification dressée (1re ramification sur le Tableau X et le diagr. 5). Cette ramification fait trois feuilles, séparées par des entrenœuds courts, et se termine par une hampe. Le niveau de 50 dents n'est pas atteint par ces trois feuilles.

C'est seulement le long des ramifications ultérieures que ce niveau s'installe dans le plant. Le plant revêt alors progressivement l'aspect de la plante-mère et ne cesse de fleurir.

3) Enfin, une plante sexuée présente encore des feuilles réduites le long des hampes florales et de leurs ramifications et nous allons étudier ce cas spécialement.

D) LES DIVERS TYPES DE HAMPES FLORALES.

On trouve différents types de hampes florales.

I. Le plus courant, le type normal, est constitué par le long entrenœud déjà décrit, terminant souvent la tige principale de la plante lorsqu'elle devient sexuée, — voir p. 71 et suivante — qui porte une feuille et son bourgeon axillaire, et qui se prolonge

par le pédoncule floral. Nous appelons ce long entrenœud l'axe floral primaire de la hampe, et le pédoncule, le pédoncule floral primaire (fig. 34).

La feuille est souvent trifoliée ; elle compte aux environs de 40 dents. Il peut se faire qu'elle soit bifoliée et garnie de moins de dents (une trentaine). Elle est très rarement monofoliée.

La croissance de la hampe s'opère comme suit : on voit grandir le long entrenœud (l'axe floral primaire) en même temps que la feuille qu'il porte ; ensuite le pédoncule floral, d'abord caché entre les stipules de cette feuille, s'allonge ; le bouton grossit et s'ouvre. Lorsque le pédoncule floral termine sa croissance, le bourgeon axillaire, caché entre les stipules de la feuille de la hampe, devient visible. Il donne naissance à un nouvel axe floral, cette fois secondaire, portant une feuille, à l'aisselle de laquelle il y a un bourgeon axillaire, et terminée en un pédoncule floral secondaire. La feuille est généralement réduite à deux ou même à un seul foliole ; son pétiole est court. Dès que le pédoncule floral secondaire cesse de croître, le bourgeon axillaire grandit en un axe floral tertiaire qui porte à nouveau une feuille à l'aisselle de laquelle on trouve un bourgeon qui se développe rarement. La feuille de l'axe tertiaire est plus simple encore que celle de l'axe secondaire ; elle est toujours monofoliée ; souvent même, elle est constituée de deux stipules entourant une languette foliacée, divisée parfois en trois lobes. L'axe floral tertiaire est, comme les autres, terminé en un pédoncule floral.

Il peut se faire que le pédoncule floral primaire, au lieu d'être un axe unique dépourvu de nœuds, se compose de deux entrenœuds. Le nœud qui sépare ceux-ci porte alors une petite feuille souvent monofoliée. Son bourgeon axillaire peut donner un deuxième axe floral secondaire terminé en un pédoncule floral et portant une feuille réduite.

On trouve ainsi, sur une hampe de type normal, jusqu'à quatre à cinq axes primaires, secondaires et tertiaires, tous terminés par une fleur, soit quatre ou cinq fleurs au total. Ces axes portent des feuilles qui se réduisent au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la base de la hampe.

La hampe de type normal peut ne pas être complète, ou évolue vers un autre type.

Ainsi, dans le cas des plants en contact avec une plante-mère

en fleur, les premières hampes qui se forment portent au maximum deux ou trois fleurs (voir sur la fig. 41).

II. *Dans d'autres cas, l'axe floral secondaire est modifié.* Au lieu d'un entrenœud unique, assez long, portant une feuille et se prolongeant par le pédoncule floral, on trouve une série d'entrenœuds courts, séparés par des nœuds porteurs de feuilles trifoliées et rappelant en quelque sorte un aspect de tige végétative. Ce n'est que tardivement qu'enfin un pédoncule floral se présentera éventuellement.

Cela se produit souvent vers les mois de septembre, octobre, à la fin de la 2e année de végétation. Généralement, dans ce cas, l'axe floral primaire est court ; il mesure 2 ou 3 cm. ou moins encore (fig. 35).

La disposition des feuilles le long de l'axe secondaire peut être décrite comme suit : la première fait un angle de 90° avec la projection horizontale du pétiole de la feuille insérée sur l'axe floral primaire de la hampe ; la 2e fait face à la 1re. Les deux suivantes se font également mutuellement face, mais elles sont déviées d'environ 90° par rapport aux deux premières. Il se présente ainsi plusieurs feuilles trifoliées constituant une rosette.

III. A cette évolution des hampes d'automne, il faut en opposer une autre, qui cette fois se produit l'été, en juillet-août. Ici, *l'axe floral primaire s'allonge démesurément* (fig. 36). Il peut avoir jusqu'à 20 cm. et émerge du feuillage de la plante. Il se termine par un pédoncule floral. *Cet axe floral primaire porte, non pas une seule feuille, mais plusieurs feuilles* ; trois, quatre ou même plus. Une de ces feuilles, parfois deux, très rarement trois, sont trifoliées ; les autres réduites. Leurs insertions sont fortement rapprochées, toutes localisées dans le haut de l'axe et donnent l'*apparence d'un verticille.*

De l'aisselle de chacune de ces feuilles, part un axe floral secondaire qui se termine en un pédoncule floral. Ces quatre ou cinq axes secondaires portent, eux aussi, une feuille, parfois deux, plus rarement trois, réduites aux stipules, s'insérant très près les unes des autres.

De leurs aisselles, partent des axes floraux tertiaires se terminant en pédoncules floraux. On peut ainsi compter une douzaine de fleurs, parfois plus, pour une seule hampe.

IV. On trouve encore un autre type de hampe (fig. 37). *Il se présente lorsque la plante fleurit pour la première fois.* Dans ce cas, l'entrenœud de l'axe floral primaire n'apparaît pas. On se trouve directement en présence du pédoncule floral primaire ne portant aucune feuille et terminé par une fleur dont les sépales sont foliacées. Certains sépales de la fleur, en particulier ceux qui sont insérés le plus bas sur le pédoncule, peuvent être bifoliés, parfois même trifoliés. Il s'agit alors en quelque sorte d'une feuille d'aspect normal, dépourvue de pétiole, de stipules et de bourgeons axillaires.

Notre étude de la forme des hampes appelle les commentaires suivants :

I. Nous observons essentiellement deux catégories de faits :

1° *La forme des hampes varie non seulement au cours du développement de la plante, mais aussi avec les saisons.*

a) Au début, lors de la première floraison, c'est l'apparition fugace d'un type à une seule fleur, simple pédoncule floral.

b) Ensuite, vient *le type « normal »*, à quatre ou cinq pédoncules floraux ; c'est surtout le type qui se présente au printemps suivant, mais il se retrouve pendant toute la floraison.

c) Lorsque celle-ci bat son plein, en été, on voit le type « normal » évoluer dans le sens d'une multiplication des feuilles insérées en verticille au sommet de l'entrenœud de l'axe floral primaire (*Hampe « d'été »*).

Cette multiplication des feuilles entraîne celle des bourgeons axillaires qui donnent des axes secondaires et tertiaires se terminant tous en pédoncules floraux. Dans ces conditions, la hampe porte un grand nombre de fleurs.

d) A la fin de la floraison, à l'entrée de l'hiver, le type « normal » évolue autrement ; le bourgeon axillaire de la feuille unique insérée au sommet de l'axe floral primaire donne un axe secondaire qui, au lieu de porter une feuille réduite, en forme une série toutes trifoliées, d'aspect normal ; les entrenœuds sont courts et le pédoncule floral apparaît tardivement (*Hampe « d'automne »*).

On trouve donc à deux reprises des types de hampes portant peu de fleurs, au début et à la fin de la floraison.

2° Lorsqu'on examine les feuilles insérées le long des axes

primaires, secondaires et tertiaires d'une hampe « normale » ou d'une hampe « d'été », en direction du dernier bouton floral qui se constitue, on constate que la forme des feuilles varie dans le sens d'une réduction du limbe (trifolié, puis bifolié, puis monofolié) et de la longueur des pétioles. Au contraire, lorsqu'une hampe cesse de faire des fleurs, comme c'est le cas des hampes « d'automne », elle porte de nombreuses feuilles toutes trifoliées et normales.

Ainsi, il semble que, sur les hampes florales, la production des boutons floraux correspond à la réduction de la forme des limbes, et inversement.

II. Nous savons par ailleurs que la première floraison évoque l'existence d'un stimulus se propageant brusquement dans toute la plante (voir p. 72-73). Nous avons exprimé ce phénomène en disant que lorsque la plante fleurit pour la première fois, une tendance à faire des fleurs se manifeste dans toutes ses parties. On peut admettre que l'intensité de cette tendance est alors relativement faible, interprétant ainsi qu'on obtient souvent lors de la première floraison des hampes réduites à l'état de pédoncules floraux, porteuses d'une seule fleur. Dans cette hypothèse, on doit admettre que la tendance à faire des fleurs n'est guère plus intense à la fin de la saison, en automne : les hampes « d'automne » portent peu de fleurs et, à ce point de vue, elles ressemblent aux hampes qu'on trouve lors de la première floraison. En été par contre, la tendance à faire des fleurs est beaucoup plus forte, puisque les hampes « d'août » comptent plus de dix fleurs.

Autrement dit, l'intensité de la tendance à faire des fleurs paraît varier avec le développement et la saison ; il y a un maximum en plein été (juillet-août).

Notons enfin que chez les hampes « d'automne », dont la tendance à faire des fleurs est faible, le méristème de l'axe secondaire fait plusieurs feuilles, toutes normales. Inversément, chez les hampes « d'août » dont la tendance à faire des fleurs est forte, ce méristème fait une seule feuille qui est réduite.

Il en résulte l'impression de se trouver en présence de deux tendances inverses qui s'expriment dans les méristèmes des bourgeons axillaires : une tendance à faire des feuilles et une tendance

à faire des fleurs. Dans les hampes « d'août », la tendance à faire des fleurs (— nous dirons en abrégé : la tendance « florale » —) l'emporte : chaque ramification de la hampe se termine par une fleur ; les feuilles sont de plus en plus réduites. Dans les hampes « d'automne », c'est la tendance de faire des feuilles (— ou en abrégé : la tendance « foliaire » —) qui l'emporte, l'axe secondaire tarde à porter un pédoncule floral ; il fait des feuilles trifoliées, normales.

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

Nous avons suivi pas à pas, depuis le semis jusqu'à la plante en fleur, les changements morphologiques facilement observables. Ils se produisent de manière continue avec de ci, de là, des transformations plus saillantes qui permettent de distinguer *une série de stades morphologiques.*

La germination a lieu en plusieurs stades : 1) la radicule se met à croître ; puis 2) c'est l'hypocotyle ; puis 3) les cotylédons.

Ensuite, vient un quatrième stade dans lequel les deux premières feuilles grandissent et au cours duquel des racines secondaires apparaissent le long de la racine principale, tandis que la zone du nœud cotylédonaire rougit progressivement.

La croissance de la 3e et la 4e feuille marque un cinquième stade, caractérisé par la formation de la première racine cotylédonaire, le dépérissement de la racine principale et le repiquage automatique de la plante au nœud cotylédonaire.

Pendant le sixième stade, les racines cotylédonaires se forment de plus en plus nombreuses et se ramifient. La tige reste courte ; elle constitue une rosette ayant aux environs de dix feuilles ; les premiers stolons grandissent. La forme des feuilles change régulièrement.

C'est alors un septième stade au cours duquel les feuilles successives ont de plus en plus de dents, jusqu'à 50 environ.

A ce moment, huitième stade (*Préfloraison*) des tiges feuillées dressées remplacent certains stolons ; la courbe des dents jusqu'ici régulièrement ascendante subit une chute ; la couleur de l'extrémité des dents change d'une façon marquée.

Enfin, voici la Floraison (neuvième stade) ; elle correspond à un nouvel aspect de la plante, très ramifié, peu stolonifère, avec des feuilles de forme constante, en général garnie d'une cinquantaine de dents (bien qu'à certains endroits déterminés, il y en ait de réduites).

L'aspect des hampes florales, par les différents types qu'elles présentent au cours de la floraison annuelle, nous fait voir plusieurs étapes dans lesquelles la sexualité semble en être à ses débuts, puis se manifeste avec une intensité plus marquée, et enfin, s'atténue.

* * *

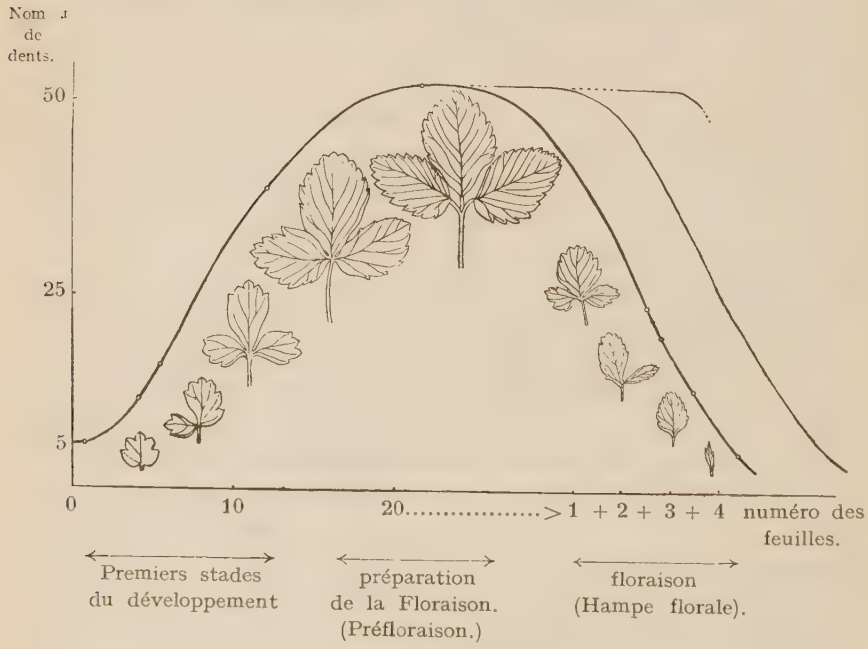


FIG. 38.

Évolution de la forme des feuilles et courbe schématique du nombre de leurs dents au cours du développement du fraisier des quatre-saisons.

(Comparez avec la figure 3 reproduite de KRENKE).

En trait fort, courbe relative à la tige principale.

En trait plus faible, courbe relative aux tiges dressées secondaires qui se présentent à partir de la préparation de la floraison.

Comme on le voit, la floraison se produit après qu'une série de stades morphologiques que nous avons déterminés ont été parcourus. Elle peut être prévue de façon précise par des caractéristiques morphologiques nettes, comme par exemple *le nombre de dents des feuilles.*

Ce nombre progresse sans arrêt jusqu'au « *niveau* » de 50 *dents* : au fur et à mesure, la floraison se rapproche. Lorsque les feuilles ont 50 dents, on constate une légère chute dans le nombre des dents, puis une progression rapide : ce phénomène annonce l'imminence de la floraison. Dans la première hampe qui grandit, le nombre de dents tombe ; les feuilles y sont réduites. La fig. 38 donne une idée de l'allure de la courbe du nombre de dents au cours du développement de la plante entière, de la germination jusqu'à la fleur.

* * *

La forme des feuilles est liée au fonctionnement du méristème de la tige. Nous avons montré notamment que chez une plante de moins de vingt feuilles, la répartition des dents entre les folioles est en relation avec la disposition des ébauches foliaires le long de deux hélices parallèles, lévogyres ou dextrogyres. Ainsi, l'évolution du nombre de dents de feuille à feuille est le reflet de l'évolution des propriétés du méristème. Au terme de cette évolution (plantes de plus de vingt feuilles et 50 dents), l'âge physiologique propre à la sexualité est atteint ; il s'ensuit des modifications très considérables qui aboutissent à la construction d'une hampe florale, à la réduction de la forme des feuilles le long de cette hampe, puis enfin à la formation d'une fleur.

* * *

L'examen comparatif de la forme des hampes florales nous a suggéré l'interprétation suivante :

Deux tendances, la tendance « florale » et la tendance « foliaire », peuvent se manifester dans les méristèmes des bourgeons axillaires insérés sur les hampes florales. Selon que l'une ou l'autre de ces tendances est prépondérante, ces méristèmes construisent des feuilles ou au contraire une fleur.

Une interprétation analogue peut se généraliser et s'adapter au développement du méristème principal de la plante à partir du semis. On assiste d'abord, pendant les premiers stades du développement, à la croissance de la tendance « foliaire » dans ce méristème : le nombre de dents augmente. Lorsque la tendance « foliaire » est maxima (50 dents) elle perd pied devant la tendance « florale », qui la remplace progressivement. La courbe des dents subit une chute qui s'accentue le long de la hampe ; puis le méristème fait une fleur. On peut penser qu'au cours du développement *la tendance « florale » n'apparaît pas spontanément mais, par exemple, qu'elle croît d'abord pendant un certain temps, parallèlement à la tendance « foliaire » sans se manifester et sans la gêner. Elle se substituerait à cette dernière à un certain niveau de son intensité propre.*

Le développement se présenterait ainsi comme l'histoire de la progression en partie simultanée, puis de la concurrence de deux tendances « foliaires » et « florales », au sein du méristème.

DEUXIÈME PARTIE

EXPÉRIENCES SUR LA CULTURE SÉPARÉE DE DIVERSES PARTIES DE PLANTES SEXUÉES CHEZ LE FRAISIER DES QUATRE-SAISONS A FRUITS ROUGES

Nous avons décrit dans la première partie, les changements morphologiques qui jalonnent le cycle de vie du fraisier des quatre-saisons, et nous avons délimité plusieurs étapes nettement marquées. Nous avons montré que le nombre de dents des feuilles peut servir de critère pour évaluer l'avancement du développement de la plante.

Nous nous proposons maintenant de cultiver isolement certaines parties de fraisier dans le but d'agir sur leur développement.

CHAPITRE I

EXPÉRIENCES SUR L'ISOLEMENT, LE BOUTURAGE, ET LE MARCOTTAGE DE HAMPES FLORALES

Nous savons que chez les hampes de type normal (fig. 34), les bourgeons axillaires donnent des axes floraux secondaires, tertiaires, etc... portant chacun une feuille réduite et une fleur. Par contre, chez les hampes d'automne, le premier bourgeon axillaire donne une tige secondaire portant une série de feuilles trifoliées, mais ne forme pas d'emblée un bouton floral (fig. 35).

Au cas où il serait possible de retarder expérimentalement le développement des bourgeons axillaires des hampes de type normal, dont la floraison est normalement immédiate, ces bourgeons produiraient-ils des axes avec des feuilles trifoliées, sans fleur dans l'immédiat ?

I. Bouturage des hampes florales

Avec l'espoir de répondre à cette question, nous isolons une série de hampes de type normal de tout contact avec la plante qui les porte et nous les mettons à bouturer.

C'est une opération relativement simple :

Nous coupons l'axe primaire des hampes (1), au moment où la croissance de cet axe et celle de la feuille insérée au nœud vient de s'achever. La section est faite à quelques centimètres sous le nœud (2).

Nous repiquons la hampe isolée dans du terreau, en couche, dans un mélange de terre de jardin et de fumier consommé, un peu de l'étouffée et nous obtenons ainsi dans 50 % des cas une bouture parfaitement viable. Des racines grandissent à partir du nœud de l'axe primaire. Nous veillons à ne pas enfoncer le nœud profondément : il est bon qu'il affleure le niveau du sol.

TABLEAU XI.

État des axes floraux secondaires ayant grandi sur 10 *hampes florales bouturées* (25-8-1947).
(explications dans le texte).

N° des hampes	Longueur de l'axe secondaire en mm.	Feuille (s)		Pédoncule floral terminal		Remarques
		nombre	mono- bi- ou trifoliée (s)	présence du bouton	bouton s'ouvre	
1	30	2	mono	+	+	les 2 feuilles sont opposées.
2	10	1	**tri.**	+	+	
3	30	1	mono	+	+	
4	40	2	bietmono	+	+	id.
5	30	1	mono	+	+	
6	20	1	**tri.**	+	—	
7	50	2	mono	+	+	les 2 feuilles sont soudées par leurs stipules.
8	20	2	mono	+	+	les 2 feuilles sont opposées.
9	40	2	mono	+	+	id.
10	30	1	mono	+	+	

(1) Rappelons que nous appelons axe primaire de la hampe le long entrenœud terminant la plupart des tiges d'une plante sexuée. Cet entrenœud supporte une feuille et est surmonté par le pédoncule floral.

(2) Une hampe de type normal se reconnaît, bien avant la croissance du bourgeon axillaire, par la longueur de son axe primaire (7 à 10 cm); la hampe « d'août » est plus longue (15 à 20 cm) ; le type « d'automne » est plus court (1 à 2 cm).

Si une hampe dont l'axe primaire mesure 7 à 10 cm au moment du prélèvement restait en contact avec la plante, elle serait de type normal ; son bourgeon axillaire ferait un axe secondaire portant une ou deux feuilles réduites et une fleur ; il en serait de même des bourgeons insérés le long de cet axe et ainsi de suite...

Après le bouturage, le pédoncule floral terminant l'axe primaire grandit pendant quelques jours. La fleur s'ouvre. Son aspect est normal. Le bourgeon axillaire inséré au nœud de l'axe primaire apparaît une dizaine de jours plus tard. Sur trente hampes mises en expériences le 11 août 1947, quinze sont encore en vie au moment où les bourgeons axillaires commencent à croître, le 20 août.

Les bourgeons de toutes les boutures construisent un axe secondaire, se prolongeant en un pédoncule floral, terminé par un bouton. L'axe secondaire est long de 2 à 5 cm. et porte une ou deux feuilles à l'aisselle desquelles se trouve un bourgeon (suivre sur le tableau XI).

La feuille est monofoliée ou plus rarement bifoliée (hampe 4) ; mais dans deux cas (hampes 2 et 6), dont l'axe secondaire reste relativement court, on trouve au nœud une feuille trifoliée. Tous les boutons floraux s'ouvrent, sauf celui de la hampe 6. Il est important de faire remarquer que, dans ce dernier cas, coïncident l'avortement du bouton, la présence d'une feuille trifoliée et les faibles dimensions de l'axe.

Trente à quarante jours après le bouturage, on voit grandir le bourgeon axillaire situé au nœud de l'axe secondaire ; il donne *un axe tertiaire.*

Nous en étudions l'aspect vingt jours plus tard. Nous disposons de neuf axes tertiaires vivants (Tableau XII).

Quatre axes tertiaires portent un bouton floral : ceux des hampes 1 (axe tertiaire a), 3, 5 et 10 (suivre sur le tableau XII). Dans le cas de la hampe 5, la longueur du pédoncule floral terminant l'axe tertiaire est normale (20 mm) et la fleur s'ouvre. Ailleurs, le bouton meurt ; le pédoncule reste court. On trouve une feuille trifoliée au nœud chez la hampe 1 (tige tertiaire a) et chez la hampe 3. Chez les hampes 5 et 10, elle est monofoliée.

Cinq axes tertiaires ne portent pas de bouton floral : le bourgeon n'en a pas construit. Ce sont les axes tertiaires des hampes 1 (axe tertiaire b), 2, 4, 6 et 7. Chez la hampe 4, l'axe très court porte une feuille à deux folioles ; le bourgeon est vraisemblablement mort après avoir fait cette feuille. Chez les hampes 1 (axe tertiaire b), 2, 6 et 7, l'axe tertiaire, également très court, porte plusieurs feuilles toutes trifoliées. Chez la hampe 7, la premières feuille est réduite, les autres trifoliées.

Nous résumons ces résultats dans le tableau XII. *On voit*

Tableau XII.

Etat des axes tertiaires ayant grandi sur 10 *hampes florales bouturées* (25-10-1947)

(Mêmes hampes qu'au Tableau XI.)

N° des hampes	Longueur de l'axe (mm.)	Feuilles		Pédoncule floral terminal		
		nombre	division en folioles	présence du bouton	bouton s'ouvre	longueur du pédoncule (mm)
1 *a*)	quelques mm	1	trifoliée	+	—	0 ?
b)	»	**plusieurs**	**trifoliées**	—	—	—
2	»	**plusieurs**	**trifoliées**	—	—	—
3	quelques mm	1	trifoliée	+	—	5
4	»	1	bifoliée	—	—	—
5	20	2	stipulaires	+	+	25
6	quelques mm	**plusieurs**	**trifoliées**	—	—	—
7	»	**plusieurs**	**une stipulaire les autres trifoliées**	—	—	—
8	Les bourgeons des deux axes tertiaires meurent					
9	Le bourgeon de l'axe tertiaire n'est pas développé					
10	quelques mm	1	stipulaire	+	—	0?

que l'isolement et le bouturage de la hampe détermine la formation de feuilles trifoliées le long de l'axe tertiaire [même si l'axe secondaire porte une feuille réduite et une fleur : hampe 1 (tige tertiaire b) et hampe 7] *et cet axe ne forme pas de fleurs dans cinq cas sur neuf*, soit dans plus de 50 % des cas.

La fig. 39 montre sur l'axe primaire d'une hampe bouturée, au nœud qui porte la feuille, trois racines vigoureuses ; l'extrémité de cet axe (pédoncule floral) et la feuille elle-même sont morts

(on voit les restes du pédoncule). L'axe secondaire est court ; il porte deux feuilles réduites et se termine par une fleur (qui donne actuellement un fruit). De l'aisselle de l'une de ces feuilles, un bourgeon s'est développé en un axe feuillé tertiaire. La première feuille de celui-ci est réduite aux stipules et à une lame foliacée, divisée en languettes ; les deux suivantes sont trifoliées.

FIG. 39.

Aspect d'une hampe florale de type normal qui a été bouturée. On voit que l'axe tertiaire donne des feuilles trifoliées.

Ainsi donc, lorsque nous bouturons des hampes de type normal à la fin de la croissance de l'axe primaire, l'axe floral secondaire est toujours terminé par une fleur et porte une ou plusieurs feuilles réduites, *mais l'axe floral tertiaire, dans* 50 % *des cas, porte des feuilles trifoliées sans la moindre fleur*. Cela ne se produit jamais lorsque la hampe grandit au contact de la plante en fleur. Notre intervention a eu pour résultat de troubler le déroulement des phénomènes physiologiques normaux au sein du méristème de l'axe tertiaire, qui aurait dû fleurir s'il était resté en contact avec la plante-mère.

II. Marcottage des hampes florales.

Une hampe florale de type normal, en contact avec la plante, ne s'enracine jamais à l'état naturel, mais, comme nous venons de le voir, lorsqu'on la bouture, en l'isolant, on obtient de longues racines.

Il est possible que la poussée des racines à elle seule provoque les divers effets que nous observons dans l'expérience de bouturage. S'il en était ainsi, on obtiendrait des effets analogues en facilitant la croissance des racines au nœud de la hampe tout en la laissant au contact de la plante, c'est-à-dire en la marcottant.

Il suffit d'abaisser le nœud de l'axe floral primaire jusqu'au sol et de le maintenir ainsi à l'aide d'une petite fourche de bois.

Nous recouvrons généralement le nœud d'une légère couche de terre. Nous opérons lorsque la croissance de l'axe primaire des hampes vient de s'achever.

Trente opérations de ce genre sont réalisées le 14 août 1947 ; on observe 17 enracinements le 18 ; 13 hampes sont en mauvais

Fig. 40.
Marcottage d'une hampe florale de type normal.

état. On voit croître l'axe floral secondaire peu après l'enracinement. Il se dresse verticalement (fig. 40) ; il se termine par une fleur. La feuille est généralement réduite (monofoliée).

Vers la mi-septembre, l'axe tertiaire grandit.

Dans *tous* les cas en expérience, il porte un bouton à son extré-

mité ; ce bouton s'ouvre toujours en une fleur normale. Dans 14 cas, la feuille du nœud est réduite ; dans trois cas, elle est trifoliée.

Un axe quaternaire grandit dans quelques cas. Il porte une feuille stipulaire et se termine par une fleur.

En résumé, les hampes marcottées, enracinées au nœud de l'axe primaire, font des fleurs d'une façon normale ; les feuilles sont, parallèlement, réduites.

En comparant la série des hampes bouturées à celle des hampes marcottées (tableau XIII), on peut affirmer que c'est la rupture d'avec la plante-mère, et non l'enracinement, qui retarde le développement du bourgeon de l'axe tertiaire et le maintient au stade végétatif.

Nous concluons que le contact avec la plante-mère favorise la floraison des bourgeons axillaires des hampes de type normal.

Tableau XIII.

Comparaison entre l'état des axes tertiaires ayant grandi d'une part sur des hampes florales bouturées et d'autre part sur des hampes marcottées.

		Bouture	Marcotte
Nombre d'axes porteurs de *plusieurs feuilles trifoliées sans pédoncules floraux*		4	0
Nombre d'axes terminés en *pédoncule floral*	Feuille du nœud trifoliée	2	3
	Feuille du nœud réduite	2	14
Sur un total de		8 axes tertiaires	17 axes tertiaires

CHAPITRE II

EXPÉRIENCES SUR L'ISOLEMENT DES PLANTS ET LEUR BOUTURAGE A DIFFÉRENTES ÉTAPES DE LEUR DÉVELOPPEMENT

L'étude des étapes morphologiques du développement du fraisier des quatre-saisons nous apprend que lorsque la première hampe florale se forme et se montre, les dernières feuilles de la plante-mère ont plus de 50 dents. Le niveau de 50 dents marque l'approche de la floraison. Il est atteint petit à petit au cours du développement. Pendant tout ce temps, des bourgeons végétatifs axillaires ont grandi sous forme de stolons et ont constitué des plants. Chez ces plants, la progression du nombre de dents des feuilles successives est plus rapide que chez la plante-mère avec laquelle ils sont en contact, d'autant plus rapide que la plante-mère est plus âgée. En particulier, les méristèmes des plants en contact avec une plante-mère en fleur, évoluent nettement plus vite que ceux issus d'une plante non encore fleurie. En trois feuilles, obtenues dans le même temps de part et d'autre, le nombre de dents passe de 10 à 42 si la plante-mère est en fleur et de 3 à 30 environ, si la plante-mère est loin de fleurir. De plus, lorsque la troisième feuille des plants issus d'une plante-mère en fleur s'est étalée, bien que le nombre de dents de cette feuille ne soit encore que de 44 en moyenne (au lieu de 50 !), le plant s'apprête à fleurir.

On peut supposer — par analogie avec le cas des hampes florales — que le contact avec la plante-mère en fleur hâte le développement des plants provoquant une floraison prématurée. En séparant le plant de la plante-mère, on devrait retarder cette floraison.

Fig. 37. Fig. 34. Fig. 36. Fig. 35.

Divers types de hampes florales.
Les régions ombrées ne font pas partie de ces hampes.
(explication dans le texte).

I

Isolement de plants munis de trois feuilles.

Nos premiers essais consistent à isoler des plants au moment où la troisième feuille s'étale, en rompant le filet qui les relie à la plante-mère en fleur. Nous effectuons la rupture à 5 cm. environ du plant. Une hampe florale, à l'état d'ébauche, est cachée entre les stipules de la troisième feuille : sa croissance va commencer. Il y a généralement trois ou quatre ébauches de racines dans les tissus du filet, à l'aisselle de la première feuille.

On dépose les plants sur une couche humide, contenant un mélange de terre de jardin et de fumier consommé dans la proportion de 1 à 2 ; on enlève les stolons qui partent de l'aisselle de la première et parfois de la deuxième feuille (1).

Dans la couche, les racines s'allongent. On repique alors dans des pots de 6 cm. de diamètre, contenant le mélange cité plus haut. On compare les plants isolés à une série de plants témoins, de même âge, en contact avec la plante-mère en fleur.

Les plants de la série témoin se développent comme nous l'avons décrit dans la première partie de ce travail (tableau X, p. 77). La courbe du nombre de dents de leurs feuilles est celle du diagr. 5 fig. 33. La hampe est de type normal.

Les plants isolés en diffèrent sur quelques points. Dans la plupart des cas, la croissance de la hampe que l'on devine cachée entre les stipules de la troisième feuille s'arrête ; ni la hampe, ni la jeune feuille insérée au nœud, ne grandissent. Elles restent petites, brunissent, puis noircissent par nécrose.

Sur neuf plants isolés, six sont dans ce cas (la 4e feuille de ces plants, insérée sur la hampe, est représentée par le signe 0 dans le Tableau XIV). Chez les trois autres plants (plants 3, 6 et 7 du Tableau XIV), les hampes terminant la tige principale s'allongent. Mais elles sont d'un aspect tout à fait différent de celui des hampes témoins. (Comparez la fig. 41 représentant un plant témoin avec la fig. 42 qui montre un plant isolé). Ainsi, chez les plants 6 et 7, isolés, la feuille insérée au nœud de l'axe primaire

(1) L'enlèvement des jeunes stolons facilite la culture. Ils meurent très souvent après l'isolement du plant et pourrissent, risquant d'infecter le plant entier.

de la hampe — la 4e feuille du plant — a plus de dents que la précédente (— la 3e feuille, située le long de la tige principale des plants à la base de la hampe), alors que chez les témoins, les feuilles des hampes ont toujours moins de dents. D'autre part, le long entrenœud qui devrait constituer l'axe primaire de la hampe des plants 3, 6 et 7 reste trapu, épaissi ; il a moins d'un cm. de long ; le pédoncule floral reste court ; le bouton floral est aplati ; il avorte, brunit rapidement et meurt (Tableau XV). Enfin, l'axe secondaire, issu du bourgeon axillaire inséré sur l'axe primaire, porte plusieurs feuilles *trifoliées* (voir la fig. 42) ; on n'y voit pas de pédoncule floral.

Tableau XIV.

Nombre de dents des diverses feuilles de neuf plants isolés, la 3e feuille étant étalée.
(juillet 1948).

N° des plants	1re F.	2me F.	3me F.	4me F.	5me F.	6me F.
1	2	29	35	(0)	28	34
2	10	32	46	(0)	30	37
3	3	31	39	(35)	28	33
4	3	32	42	(0)	—	—
5	3	29	40	(0)	33	32
6	1	28	36	(47)	40	—
7	1	26	38	(39)	21	32
8	3	28	38	(0)	29	—
9	1	32	42	(0)	37	—

(35) Hampe bien vivante, mais ne portant pas de fleurs (le bouton avorte). Le chiffre donne le nombre de dents de la feuille insérée sur l'axe primaire de la hampe.

(0) La croissance de la hampe avorte.

Les quatre premières feuilles sont celles de la tige principale des plants, y compris la feuille insérée sur la hampe terminale (4me feuille).

Les cinquième et sixième feuilles s'insèrent sur la première ramification des plants (comparer avec le tableau X, p. 77).

Il est évident que l'isolement des plants, tout en empêchant la formation des fleurs, favorise la production de feuilles trifoliées (1).

(1) Nous avons constaté une tendance analogue chez les hampes florales dites « d'automne ».

Fig. 41. (en haut)
Plant témoin en contact avec une plante mère en fleur.

Fig. 42. (en bas)
Plant isolé de la plante mère en fleur.
(Les hampes florales sont ombrées.)

Remarquons que chez tous les plants isolés et témoins on voit pousser, au nœud situé à la base de la hampe, une ramification feuillée et dressée de la tige principale du plant. Chez les plants témoins en contact avec la plante-mère, la première feuille de cette ramification a 35 dents ; la deuxième plus de 40 dents. Chez les plants isolés, la première feuille compte trente dents en moyenne ; la deuxième, trente-cinq (tableau XIV). *Le nombre de dents est donc moins élevé chez les plants isolés* que chez les témoins en contact.

Univ. of Arizona Library

TABLEAU XV.

Comparaison entre des hampes apparues sur des plants isolés et des hampes apparues sur des plants en contact.

(15 jours après le début de l'expérience).

Série	N° des plants	État des boutons floraux			Longueur de l'axe primaire (mm.)
		non formés	mal formés	formés	
EN CONTACT avec la plante mère	1	—	—	+	55
	2	—	—	+	65
	3	—	—	+	65
	4	—	—	+	60
	5	—	+	—	30
	6	—	—	+	60
	7	—	—	+	65
	8	—	—	+	40
	9	—	—	+	30
	10	—	—	+	60
ISOLÉS de la plante mère	1	—	+	—	5
	2	+	—	—	5
	3	—	+	—	5
	4	—	—	+	5
	5	+	—	—	3
	6	+	—	—	0
	7	+	—	—	2
	8	+	—	—	3

La conclusion de ces observations est que les plants ne sont pas capables de fleurir seuls :

Le contact avec la plante-mère en fleur est nécessaire comme nous l'avons montré dans le cas où nous avons bouturé des hampes.

Soulignons qu'au moment de l'isolement des plants, le méristème de leur tige principale s'est développé jusqu'à construire une ébauche de fleur, mais, à la suite de l'isolement, cette ébauche meurt et elle n'est suivie d'aucune autre fleur. Cet effet n'est pas dû à un retard dans *la croissance*, puisque les méristèmes des bourgeons produisent de grandes feuilles trifoliées, à la base de la hampe comme au nœud de celle-ci.

Il faut admettre que l'isolement retarde *le développement* des méristèmes, les maintenant à l'état végétatif, tandis qu'au contraire le contact avec la plante-mère hâte ce développement, provoquant finalement la floraison.

II

Isolement de plants munis de deux feuilles.

Après avoir examiné les conséquences de l'isolement sur des plants munis de trois feuilles, nous nous proposons d'expérimenter sur des plants plus jeunes, munis de deux feuilles. Dans ce cas, au moment de l'isolement, la troisième feuille est sur le point d'être visible.

L'isolement des plants de deux feuilles demande beaucoup de précautions : la moindre sécheresse s'est révélée être nuisible. On peut placer les plants dans des bocaux en verre de 15 cm. de haut et de 7 cm. de diamètre ; le fond est tapissé de papier filtre humide ; on ferme à l'aide du couvercle d'une boîte de Pétri. Dans ces conditions, les racines sont visibles au bout de trois à quatre jours. On repique, comme pour les plants de trois feuilles, dans des pots de 6 cm., contenant le mélange : terre de jardin — fumier consommé.

Au début de l'expérience, la troisième feuille des plants grandit et s'étale. Deux semaines plus tard, vient la quatrième feuille. A ce moment, le comportement des plants se diversifie : *on peut faire trois groupes* (diagr. 6, fig. 42, courbes II a, II b et II d).

Dans le premier groupe, une hampe florale — dont nous parlerons brièvement tout à l'heure — se présente au sommet de la tige principale, dès après l'isolement ; la 4e feuille du plant est insérée sur cette hampe. On relève six cas de ce genre dans le tableau XVI : plants 1, 2, 6, 12, 13 et 14. Ils sont analogues à ceux décrits au § I de ce chapitre (p. 97). [Courbe II *a* ; diagr. 6, fig. 42].

Dans le deuxième groupe, la hampe est plus tardive et la tige principale fait une quatrième feuille avant d'amorcer la hampe. La feuille insérée sur la hampe est la cinquième du plant. C'est le cas des plants 3, 4, 5, 7 et 8 du Tableau XVI. Ce phénomène ne se produit jamais chez les plants témoins, en contact avec leur plante-mère en fleur, (Tableau X, p. 77), et non plus lorsqu'on isole les plants à la 3e feuille, comme nous venons de le voir au § I, p. 97 [Courbe II *b* ; diagr. 6, fig. 42].

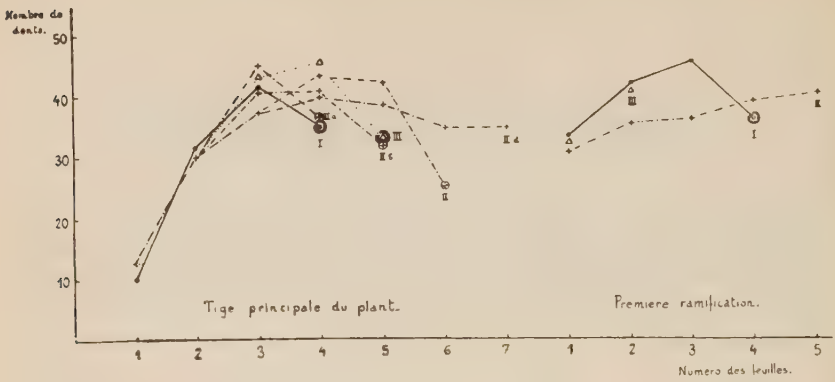


FIG. 43, diagramme 6.

Courbe du nombre de dents des feuilles successives obtenue dans le cas de plants isolés de la plante mère en fleurs, comparée avec la courbe obtenue dans le cas des plants en contact avec une plante mère. Nous donnons sur le même diagramme la courbe qui caractérise le cas de contact avec une feuille mère (voir plus loin : 2e partie, ch. IV, p. 112).

I .—. Plants en contact avec une plante mère (témoins)
III Δ···Δ Plants en contact avec une feuille mère
} ⊙ = floraison.

II +——+ Plants isolés. ⊕ Présence d'une hampe florale.

IIa = La 4e feuille fait partie de la hampe florale.
IIb = La 5e feuille fait partie de la hampe florale.
IIc = La 6e feuille fait partie de la hampe florale.
IId = Pas de hampes visibles dans l'immédiat.

Enfin, dans le troisième groupe, celui des plants 9, 10 et 11, on ne voit pas de hampe. La tige principale reste longtemps végétative et compte beaucoup plus de cinq feuilles. [Courbe II *d* ; diagr. 6, fig. 42].

Les deux premiers groupes comprennent ensemble onze plants dont la tige principale se termine par une hampe. Trois de ces hampes grandissent, celles des plants 7 (deuxième groupe) et des plants 12 et 14 (premier groupe) ; elles ont le même aspect que les hampes des plants isolés munis de trois feuilles (fig. 42, p. 99) les huit autres hampes meurent.

On peut faire quelques constatations intéressantes à propos du nombre de dents des feuilles.

Dans le premier groupe, le nombre de dents de la quatrième feuille — celle de la hampe — est petit. Il y a entre la troisième et la quatrième feuille une chute de 14 et même de 18 unités.

Tableau XVI.

Nombre de dents des diverses feuilles de 14 plants isolés, la 2e feuille étant étalée.

(Juillet 1948).

N° des plants	1re F.	2e F.	3e F.	4e F.	5e F.	6e F.	7e F.	8e F.	9e F.
1	27	37	46	(0)	38	42	36	37	39
2	7	27	39	(0)	28	37	36	34	—
3	16	30	41	46	(0)	32	33	38	—
4	13	27	42	42	(0)	32	30	35	—
5	3	30	41	45	(0)	32	35	35	37
6	17	36	45	(0)	30	39	39	38	—
7	4	30	42	49	(38)	25	—	—	—
8	15	37	43	45	(0)	31	32	38	—
9	12	28	39	37	31	31	—	—	—
10	8	28	42	38	31	32	32	41	—
11	11	29	38	41	38	34	39	—	—
12	14	34	50	(32)	33	32	—	—	—
13	13	29	38	(0)	26	31	35	45	—
14	16	36	52	(38)	31	33	37	36	—

(38) La hampe florale, terminant la tige principale, est bien vivante, mais ne porte pas de fleurs (le bouton avorte). Le chiffre donne le nombre de dents de la feuille insérée sur l'axe primaire de la hampe.

(0) La croissance de la hampe avorte.

Les premières feuilles sont celles de la tige principale des plants, y compris la feuille insérée sur la hampe florale terminale (4e ou 5e feuille).

Les feuilles suivantes s'insèrent sur la première ramification des plants.

De la base de la hampe, (qu'elle soit vivante — le bouton ayant seul avorté — ou qu'elle soit morte) part la ramification dressée habituelle à cet endroit. Le nombre de dents de la première feuille de cette ramification est indiqué sur le Tableau XVI dans la colonne : 5e feuille des plants. Cette première feuille a en moyenne 31 dents ; la 2e feuille de la ramification (la 6e du plant ...) a en moyenne 35 dents ; la 3e, 36 ; la 4e, 38 (diagr. 6 fig. 43, courbe II — première ramification — ; comparez la courbe II avec la courbe I qui représente la première ramification d'un plant en contact avec la plante-mère en fleur).

Pareille augmentation du nombre de dents des feuilles de la ramification chez les plants isolés, correspond à peu près à celle qu'on observe chez les jeunes plantes-mères de la 10e à la 18e feuille (voir diagr. 1, fig. 22, p. 54). Les feuilles de la ramification

des plants isolés se disposent par paire, comme nous l'avons décrit pour les plantes-mères de moins de vingt feuilles. Enfin, la ramification ne fleurit qu'après un temps très long et *lorsqu'elle dispose de feuilles munies de* 50 *à* 60 *dents*. (Il faut pour cela, chez les plants isolés une succession d'environ 15 feuilles). La préparation de la floraison a lieu selon un processus identique à celui qu'on rencontre chez les plantes-mères de vingt feuilles.

Dans le deuxième groupe, on observe les mêmes phénomènes que dans le premier, en ce qui concerne le nombre de dents des feuilles de la ramification qui part de la base de la hampe. Mais la quatrième feuille de la tige principale des plants n'est pas la dernière de cette tige. Il y a une cinquième feuille qui fait partie de la hampe florale terminale (plants 3, 4, 5, 7 et 8). Dans ce cas, on n'observe pas de chute dans le nombre de dents, entre la 3e et la 4e feuille. Cette dernière a, au moins, autant de dents que la 3e (plant 4) ; généralement, elle en a plus (plant 3, 5, 7 et 8). Le plant 7 montre que la 5e feuille, qui est alors celle de la hampe, a moins de dents que la 4e (11 dents en moins).

Dans le 3e *groupe*, la tige principale des plants ne se différencie pas en une hampe. Son méristème continue à croître sous un aspect végétatif. La tige grandit et forme des feuilles. Le nombre de dents qui atteint une valeur maxima à la 3e feuille (plants 9 et 10) ou à la 4e (plant 11), diminue d'abord *lentement*, de 2 à 4 unités. La diminution est ensuite plus rapide. On passe par un minimum (31 dents — pl. 9 ; 32 — pl. 10 ; 34 — pl. 11), au bout d'un nombre de feuilles variable, qu'indique le tableau XVI. Le minimum est suivi par une nouvelle progression de feuille à feuille se marquant assez brusquement au début. Les feuilles se disposent par paires le long de la tige principale. Les ramifications de cette tige sont des *stolons*. *L'aspect est celui d'une plante de semis d'une quinzaine de feuilles* et l'on rencontre, comme chez les plantes de semis au stade végétatif, des feuilles de plus en plus dentées, jusqu'à 50 à 60 dents. Les phénomènes qui caractérisent la préparation de la floraison se produisent alors chez les plants isolés du 3e groupe.

La comparaison des faits qui viennent d'être décrits, à propos de l'isolement des plants munis de deux feuilles, avec ceux que nous avons exposés antérieurement (p. 97 et suiv.) concernant

les plants isolés munis de trois feuilles, nous conduit à constater ce qui suit :

1° Dans les deux cas, un grand nombre de hampes meurent sans croître. Les hampes qui grandissent restent trapues et épaissies ; le bourgeon du nœud donne des feuilles trifoliées ; le bouton terminal avorte.

2° Dans les deux cas, les premières feuilles de la ramification située habituellement à la base de la hampe, ont moins de dents chez les plants isolés que chez les plants témoins en contact. Le nombre de dents s'élève lentement de feuille à feuille jusqu'à atteindre le « niveau » de 50-60 dents.

3° La 4e feuille de la tige principale des plants isolés de trois feuilles est toujours celle d'une hampe : la tige compte en tout quatre feuilles. Mais chez les plants isolés de deux feuilles, la tige principale a 4 ou 5 feuilles, selon les cas, à condition qu'une hampe se présente.

4° Les plants isolés de trois feuilles portent toujours une hampe, morte ou non. Les plants isolés de deux feuilles peuvent en être dépourvus. La tige se maintient alors à l'état végétatif et fait une série de feuilles dont le nombre de dents diminue d'abord. Plus tard, les feuilles formées marquent à nouveau une progression régulière du nombre de dents comparable à celle qui caractérise les jeunes plantes-mères obtenues de semis.

L'isolement provoque donc sûrement un retard dans le développement des méristèmes que ce soit celui de la tige principale des plants, ou celui des ramifications de cette tige. Chez les plants isolés tôt (munis de 2 feuilles), le retard se marque directement sur le méristème de la tige principale qui reste parfois végétative. Chez les plants isolés plus tard (munis de trois feuilles), il ne se marque pas dans le méristème principal puisque la hampe est ébauchée ainsi que la fleur au moment de l'isolement ; mais il apparaît dans les méristèmes des ramifications (de la tige principale ou de la hampe) et il intéresse la croissance de la hampe et l'ouverture de la fleur (qui avorte).

III

Isolement de plants munis d'une seule feuille.

Nous employons la technique utilisée pour les deux expériences précédentes ; nous veillons à éviter le moindre dessèchement des plants. Ils séjournent pendant 8 à 10 jours dans les bocaux décrits plus haut (§ II, p. 101). Nous les repiquons ensuite en couche, puis, quelques jours plus tard, en pots.

Sur quelques points, les résultats ne diffèrent pas de ceux du paragraphe II.

Lorsqu'il y a des hampes vivantes, leur aspect est le même : axe primaire trapu et épais ; avortement du bouton floral ; croissance de feuilles trifoliées à partir du bourgeon du nœud.

De même, la courbe du nombre de dents des feuilles de la ramification située à la base de la hampe a l'aspect décrit précédemment (§ II).

Mais on observe une différence importante : La tige principale des plants peut avoir *six feuilles* et se terminer par une hampe qui avorte. Il y a, de ce fait, *quatre groupes de plants* (diagr. 6, fig. 43, courbes II a, II b, II c, II d).

Le tableau XVII montre qu'il existe un *premier groupe* dont la tige principale a *quatre feuilles*. La 3e feuille compte environ 40 dents. La 4e est la dernière de la tige principale et elle fait partie de la hampe terminale. Sur les six plants appartenant à ce groupe (les plants : série A, 1 et 3 et série B, 2, 3, 7 et 9), cinq hampes meurent sans grandir. Un seul plant (le plant 3 (A) porte une hampe vivante. La feuille de cette hampe, la quatrième de la tige principale, a 23 dents.

Le 2e *groupe* comprend des plants dont la tige principale a *cinq feuilles*. La 5e feuille fait partie de la hampe florale terminale. (On compte six plants de ce groupe dans le tableau XVII : les plants série B 1, 4, 12, 13, 14 et 15). Une seule hampe meurt : celle du plant 12. Les autres sont vivantes et elles ont la forme décrite précédemment (fig. 42, p. 99) ; leur bourgeon axillaire fait un axe floral secondaire uniquement feuillé. Le nombre de dents de la 4e feuille est généralement très voisin de celui de la 3e ; dans deux cas, il est plus élevé (plants 1 et 12) ; dans un cas, c'est le statu-quo (plant 4); ailleurs, il y a une légère baisse (plants 13, 14 et 15). Le nombre de dents de la dernière feuille de la tige, la cinquième, est inférieur à celui de la quatrième feuille, sauf chez le plant 1 (B).

Le 3e *groupe* comprend trois plants du tableau XVII : les plants 2 (A), 4 (A) et 10 (B). Ici, la tige principale a *six feuilles*. La 6e feuille fait partie de la hampe florale terminale. Les hampes sont vivantes, mais elles ont l'aspect « végétatif » déjà décrit. Le nombre de dents de la 4e feuille est partout plus élevé que celui de la 3e. Le nombre de dents de la cinquième feuille, qui précède la hampe, est plus élevé que celui de la 4e dans un cas, celui du plant 2 (A). Dans les deux autres cas (plants 4 (A) et 9 (B)), il y a une baisse ; faible pour 4 (A), forte pour 10 (B). La 6e feuille, la dernière de la tige, subit une chute brusque du nombre des dents.

TABLEAU XVII.

Nombre de dents des diverses feuilles de 19 plants isolés, la première feuille étant étalée.

(Juillet 1948).

	N° des plants	1re F	2e F	3e F	4e F	5e F	6e F	7e F	8e F
A. La deuxième feuille n'est pas encore visible	1	20	38	42	(0)	34	33	—	—
	2	31	38	39	42	48	(34)	24	33
	3	14	29	?	(23)	26	—	—	—
	4	19	28	34	48	46	(36)	26	—
B. La 2me feuille est en train de croître.	1	7	31	35	38	(42)	28	33	—
	2	12	28	38	(0)	28	27	38	—
	3	19	35	45	(0)	34	33	38	—
	4	7	29	39	39	(33)	31	30	—
	5	10	31	39	43	38	35	27	32
	6	5	25	34	33	32	33	35	37
	7	9	32	43	(0)	31	27	—	—
	8	13	33	36	43	39	35	33	34
	9	16	32	42	(0)	32	31	—	—
	10	23	33	43	44	36	(10)	23	—
	11	11	37	41	42	45	39	35	34
	12	28	39	42	43	(0)	10	—	—
	13	13	27	48	46	(24)	35	35	37
	14	3	25	38	37	(30)	22	27	—
	15	27	38	48	45	(32)	27	30	—

Mêmes remarques que pour le tableau XVI.

Enfin, le 4e *groupe* est représenté dans le tableau XVII par quatre plants, les plants 5, 6, 8 et 11, chez lesquels nous ne trouvons pas de hampes. Les feuilles de ces plants passent par un

nombre de dents maximum à la 3e (plant 6) ou à la 4e (plants 5 et 8), ou même à la 5e (plant 11). Ensuite, le nombre de dents s'abaisse lentement jusqu'à la 7e, 8e feuille, pour se relever ensuite régulièrement.

Ainsi, lorsqu'on isole les plants à l'âge d'une seule feuille, le retard de la floraison du méristème principal se marque davantage que lorsqu'on isole à l'âge de deux feuilles ou, surtout, à l'âge de trois feuilles. Ici, le méristème principal construit dans certains cas jusqu'à 6 feuilles avant de faire une fleur qui avorte, et dans d'autres cas, il ne donne que des feuilles ; il se comporte alors comme celui d'une plante-mère jeune encore, loin d'atteindre son état sexué.

Mais quoi qu'il en soit, l'isolement des plants a toujours le même effet (§ I, II et III) : il retarde le développement des méristèmes.

DISCUSSION RELATIVE AUX RÉSULTATS OBTENUS PAR L'ISOLEMENT DE PLANTS D'AGES DIFFÉRENTS

Nous avons pénétré minutieusement dans la description organographique des plants isolés. Nous sommes ainsi conduits à interpréter les réactions des méristèmes de ces plants, lors de la rupture d'avec la plante-mère, comme des retards dans le déroulement de l'évolution méristimatique. Ou bien, chez les plants de trois feuilles, le méristème principal ayant déjà constitué hampe et bouton floral à l'état d'ébauches, arrête son développement et la croissance de ces ébauches est médiocre et elle avorte. Ou bien, chez les plants plus jeunes, le méristème n'ayant pas encore constitué ses organes sexués, se comporte comme suit : il continue à croître d'une manière végétative pendant un certain temps, créant de nouvelles portions de tiges munies de feuilles. Le nombre de feuilles est d'autant plus grand que le plant isolé est plus jeune au moment de l'isolement (Tableau XVIII).

Toutefois, le nombre de dents des feuilles subit des fluctuations qui semblent apporter quelques contradictions, étant donné que nous considérons l'augmentation progressive du nombre de dents comme une indication du rapprochement de la floraison.

On constate en effet que, dans le méristème du bourgeon inséré sur la hampe, l'isolement provoque la formation de feuilles trifoliées possédant plus de dents que les feuilles réduites obtenues à cet endroit dans les conditions de contact avec la plante-mère

sexuée ; tandis que, dans le méristème du rameau qui grandit à la base de la hampe, l'isolement freine l'augmentation du nombre de dents : les feuilles ont moins de dents que dans les conditions du contact avec la plante-mère.

Tableau XVIII.

Variation du nombre de feuilles de la tige principale des plants isolés, selon le moment de leur isolement.

(Nous indiquons, pour chaque série, le nombre de plants dont la tige principale porte un nombre donné de feuilles).

Séries	Nombre de feuilles de la tige principale					Nombre total de plants examinés
	3	4	5	6	+ de 6 feuilles	
Isolés à la 1re F.	0	6	6	3	4	19
Isolés à la 2me F.	0	6	5	0	3	14
Isolés à la 3me F.	0**	9	0	0	0	9
En contact (témoins)	6	16	1	0	0	23

Remarques. ** Ce chiffre n'a pas de sens puisque les stolons prélevés ont 3 feuilles.

En nous basant sur l'hypothèse émise au terme de la première partie, *nous interprétons pourtant ces effets de la même manière : comme des retards dans les activités des méristèmes.*

D'après cette hypothèse, l'évolution morphologique au cours du développement est notamment caractérisée par la progression d'une tendance à faire des feuilles ou « foliaire » et ensuite d'une tendance à faire des fleurs ou « florale ».

1) Si l'on s'adresse au tout jeune rameau qui prend naissance à la base de la hampe, le méristème fait normalement des feuilles. Lorsque le plant est isolé, ces feuilles ont moins de dents. Cela correspond à un retard de la tendance « foliaire » au moment où elle devrait normalement progresser, *c'est-à-dire à un retard dans le déroulement des activités morphogénétiques progressives du méristème.*

2) Si l'on examine le bourgeon d'une hampe florale, le méristème va faire normalement une ou deux feuilles réduites et une

fleur. Lorsque le plant est isolé, on trouve des feuilles trifoliées. Cela correspond à une progression de la tendance « foliaire », au moment où elle devrait être réduite par la tendance « florale ». *Il s'agit aussi d'un retard dans le développement du méristème.*

Ainsi, tout se passe comme si les plants en contact avec la plante-mère bénéficiaient d'un apport favorable au développement des méristèmes. L'absence de cet apport chez les plants isolés provoque un « retard » du développement. Une conclusion analogue nous a été imposée antérieurement par les expériences sur le bouturage des hampes florales, où nous avons constaté que la plante-mère favorise la floraison.

Dans ces conditions, on peut admettre que des élémentsap portés par la plante-mère sont capables de promouvoir le développement des méristèmes des plants, aboutissant à la production des fleurs.

CHAPITRE III

OBSERVATIONS SUR LA COULEUR DES LIMBES DES FEUILLES DES PLANTS ISOLÉS

Les conclusions précédentes imposent la recherche de toute indication susceptible de nous permettre de déceler la présence et éventuellement l'action de substances chimiques dans le cours du développement du fraisier. Nous avons déjà attiré l'attention sur l'existence d'une variation de couleur d'une plage déterminée des dents au stade de préfloraison de la plante-mère et des plants. Les extrémités des dents des feuilles de la plante-mère rougissent à ce stade (voir p. 69). La couleur persiste et s'intensifie pendant la floraison. Elle apparaît également à l'extrémité des dents des feuilles chez les plants qui sont en contact avec la plante-mère en fleur, même s'ils ne présentent encore qu'une ou deux feuilles. Mais, chez les plants isolés, les dents des feuilles qui grandissent après l'isolement restent blanchâtres ; elles ne se colorent pas en rouge.

Le tableau XIX montre que si on isole des plants à la 2e feuille, la 3e a généralement des dents faiblement rouges, quoiqu'on puis-

se en trouver de normales (plants 1 et 4). Avec la 4e feuille, les dents sont toujours incolores chez les plants isolés, que cette feuille soit celle d'une hampe ou non.

Par contre, chez les plants en contact, la plage rouge des dents de la 4e feuille est très colorée. Cette différence persiste avec les feuilles suivantes.

Tableau XIX.

Couleur des dents du limbe chez les plants.

N° des plants	Limbes de plants isolés de la plante-mère		Limbes de plants témoins, en contact avec la plante-mère
	3me feuille	4me feuille	4me feuille
1	+	»	+
2	?	»	+
3	0	»	+
4	+	»	+
5	0	»	+
6	»	»	+
7	0	»	+
8	0	»	+
9	0	»	+
10	0	»	+

+ dents rouges
0 reflet rougeâtre dans les dents
» dents blanches.

Ainsi, on ne rencontre de dents rouges que dans le cas d'une floraison normale. Cette coloration fait partie des phénomènes biochimiques en rapport avec la floraison. C'est seulement lorsque le plant isolé acquiert des feuilles de près de 50 dents et s'apprête à fleurir que les dents de ses feuilles rougissent.

Une autre caractéristique de la coloration du limbe doit être signalée maintenant : les premières feuilles qui grandissent après l'isolement d'un plant sont d'un vert pâle, tandis que les feuilles correspondantes, ayant grandi en même temps, sur des plants-témoins en contact avec la plante-mère, sont d'un vert foncé. Si on sépare le plant à l'âge de la 2e feuille, la pâleur du limbe est visible à la 3e et à la 4e feuille. Au fur et à mesure que la plante se garnit de feuilles, la différence s'atténue et disparaît. Quatre à cinq feuilles après l'isolement, elle n'est plus notable.

CHAPITRE IV

EXPÉRIENCES EN VUE DE LOCALISER L'ORIGINE DE SUBSTANCES ÉVENTUELLEMENT IMPLIQUÉES DANS LA FLORAISON DES PLANTS

Il apparaît que la plante-mère fournit un certain nombre d'éléments aux plants ; la carence de ces éléments chez les plants isolés empêche la floraison et modifie les aspects colorés des limbes. Nous avons entrepris une série d'expériences, afin de chercher à localiser la ou les régions de la plante-mère en fleur qui envoient ces éléments aux plants, et dont ceux-ci profitent, pour fleurir normalement. A cet effet, nous avons isolé des plants en laissant à leur contact divers organes de la plante-mère sexuée : le filet dans toute sa longueur, ou bien le filet muni d'un d'un fragment de tige, portant — ou non — la feuille de la plante-mère à l'aisselle de laquelle le filet s'est formé et a grandi (feuille-mère). Nous avons pris soin d'utiliser uniquement les plants provenant de plantes-mères depuis longtemps en fleurs. Ils sont choisis vigoureux, sains et tous pareils. Ils sont préparés au moyen d'un scalpel et sont débarrassés des ramifications secondaires qui pourraient se présenter le long du filet et sur le plant lui-même. Le tout est placé dans une couche humide.

Les plants munis du filet entier, ou du filet et d'un lambeau de la tige de la plante-mère, ne fleurissent pas. Les plants munis du filet et de la feuille-mère méritent un examen plus approfondi.

La feuille-mère est suspendue à un tube de verre, de façon que le lambeau de tige, contenu entre les stipules, touche le sol. Le filet est allongé sur le fond de la couche. Le plant s'enracine en une dizaine de jours. L'humidité doit être suffisante pour maintenir la turgescence des tissus de la feuille-mère. Il faut éviter à tout prix les rayons directs du soleil qui élèvent exagérément la température ; celle-ci ne doit pas dépasser 25° C. A cet

égard, le mois de septembre convient le mieux au succès de l'expérience.

Nous avons réalisé plusieurs essais, toujours avec le même résultat. Nous exposons les faits observés dans une série mise en expérience le 18 septembre 1948 (Tableau XX).

Tableau XX

Résultats de l'expérience d'isolement des plants en contact avec une feuille-mère.

(Commencée le 18 septembre 48. Résultats du 5 Novembre 1948).

N° d'O.	Nombre de dents des feuilles-mères	État de la feuille-mère à la fin de l'expérience	1re F.	2e F.	3e F.	4e F.	5e F.	6e F.	7e F.	8e F.	9e F.
1	47	bien vivante	20	31	45	43	㉖	37	41	—	—
2	72	fanée	3	33	46	47	(0)	36	35	34	
3	52	bien vivante	?	37	40	47	47	47	㉚	37	
4	44	bien vivante	20	36	45	46	㉟	32	42	—	—
5	46	fanée	5	29	n'a plus grandi et est mort						
6	37	bien vivante	11	32	39	41	㉟	27	36	—	—
7	53	fanée	19	31	41	44	40	mort.			
8	52	coupée par accident du plant	?	32	38	47	(40)	35	32	34	31
9	72	bien vivante	10	35	45	㊺	40	49	—	—	—
10	73	bien vivante	14	32	45	53	㊴	36	41	—	—

㉖ = les hampes ont porté une fleur.
(40) = les hampes n'ont pas porté de fleur, bien qu'elles soient vivantes.
(0) = la croissance de la hampe a avorté.
Les autres remarques sont les mêmes que celles du Tableau XVII.

Nous voyons apparaître la 3e feuille des plants vers le 28 septembre ; elle s'étale dans tous les cas, sauf chez le plant 5, en mauvais état, qui ne tarde pas à mourir.

La 3e feuille compte aux environs de 40-45 dents, chiffre que nous rencontrons normalement chez les plants en contact avec la plante-mère, comme chez les plants isolés (sans feuille-mère).

Par malheur, au début d'octobre, à la suite d'une fausse manœuvre, le filet du plant 8 est endommagé ; il noircit à l'endroit de la blessure et se dessèche ; de plus, malgré toutes nos précautions, bien que le temps soit humide et couvert, trois feuilles-mères fanent (plants 2, 5 et 7). Le 3 octobre, six feuilles-mères

— sur dix — sont encore parfaitement vivantes, en contact avec le plant.

La 4e feuille des plants grandit peu après la 3e. Le 10 octobre, elle est étalée. Elle a plus de dents que la 3e, sauf chez les plants 1 et 9 ; dans ce dernier cas, elle fait partie d'une hampe.

L'entrenœud qui constitue l'axe primaire de cette hampe s'allonge jusqu'à 60 mm., ne différant en rien de celui des hampes de plants témoins en contact avec la plante-mère (voir tableau XV). Il se termine par un pédoncule floral qui s'allonge et porte un bouton parfaitement constitué ; ce bouton s'ouvre. Le bourgeon inséré le long de la hampe meurt.

Pendant ce temps, la 5e feuille des autres plants est apparue. La tige principale des plants 1, 2, 4, 6, 8, et 10 a cinq feuilles. Elle se termine en une hampe florale. L'entrenœud (4-5) constitue l'axe primaire de cette hampe.

Chez le plant 2 — dont la feuille-mère est fanée — la hampe meurt, sans grandir. Chez le plant 8 — dont le filet est endommagé — la tige principale de la hampe reste courte ; le bouton qui termine la hampe avorte : le bourgeon axillaire meurt. Ailleurs, (plants 1, 4, 6 et 10) la tige principale de la hampe s'allonge jusqu'à une cinquantaine de mm. ; le bouton s'ouvre, au bout d'un pédoncule d'une trentaine de mm. ; partout — sauf chez le plant 6 — le bourgeon axillaire grandit en un pédocule allongé portant une seule feuille très réduite et terminé lui aussi par une fleur.

Les plants 3 et 7 ont une tige principale de plus de cinq feuilles.

Le plant 7 meurt peu après l'étalement de la 5e feuille. Sa feuille-mère est fanée. Le plant 3 fait une 6e feuille de 47 dents ; à la fin d'octobre, on voit apparaître la 7e feuille : celle d'une hampe. Elle a 30 dents ; l'entrenœud qui la porte (l'axe primaire de la hampe) mesure 35 mm. et se termine en un pédoncule floral portant un bouton qui s'ouvre. Mais le bourgeon axillaire meurt.

Ainsi, les six plants qui se développent au contact d'une feuille-mère vivante fleurissent sans exception.

Nous en obtenons neuf fleurs. Les hampes sont de type normal. Les feuilles-mères qui se sont maintenues, vivent parfaitement jusqu'au début de novembre. Notons que de la base de chaque hampe, quel que soit son état, part une ramification feuillée et dressée de la tige principale du plant.

Lorsque le plant est en contact avec une feuille-mère vivante,

la première feuille de cette ramification a en moyenne 33 dents (de 27 à 40 dents) ; la deuxième en a beaucoup plus : en moyenne 40 (de 31 à 49 dents). Le diagramme 6 (fig. 43, p. 102 — première ramification) permet de comparer ces chiffres (courbe III) à ceux obtenus dans le cas des plants complètement isolés (courbe II) ou dans le cas des plants en contact avec une plante-mère (plants témoins — courbe I). On voit que le contact avec une feuille-mère est, à cet égard aussi, l'équivalent du contact avec une plante-mère entière.

Quant à la couleur des limbes, on constate que les feuilles des plants en contact avec une feuille-mère ont un limbe d'un vert clair quelques jours après l'étalement. Elles sont à peine plus sombres que celles des plants complètement isolés. L'extrémité de leurs dents porte une plage rouge. La coloration rouge est nettement plus marquée que chez les plants isolés, mais plus faible que chez les plants en contact avec la plante-mère entière. Du point de vue de la coloration du limbe et surtout des dents, on se trouve entre les deux cas extrêmes : celui des plants complètement isolés et celui des plants en contact avec une plante-mère.

Ainsi, le contact au moyen du filet avec une seule feuille vivante de la plante-mère est une condition suffisante pour obtenir sur le plant des hampes parfaitement normales et qui fleurissent. Le contact avec le filet entier ou avec le filet et un lambeau de tige sont des conditions insuffisantes.

Il semble que la feuille-mère puisse agir aussi sur la forme des feuilles du plant, en particulier sur celles de la ramification qui part de la base de la hampe. *Tout se passe comme si la feuille-mère envoyait au plant* par l'intermédiaire du filet *des substances actives sur la floraison et sur le nombre de dents des feuilles, c'est-à-dire capables de modeler les propriétés de différenciation progressive des méristèmes.*

Toutefois, le contact avec la feuille-mère, s'il provoque la floraison, n'arrive pas à la produire dans le même délai que le contact avec la plante-mère entière. En présence de la feuille-mère, la tige principale des plants fait généralement cinq feuilles au lieu de quatre.

CHAPITRE V

TENTATIVES EN VUE DE FAIRE PASSER LES SUBSTANCES ACTIVES A TRAVERS UN LIQUIDE

Les substances actives venant des feuilles de la plante-mère doivent passer par les tissus du filet. Nous avons essayé de leur faire traverser quelques liquides en employant la technique suivante.

Nous choisissions des plantes-mères de vigueur et d'âge pareils, en contact chacune avec quelques plants. Nous coupons le filet pendant qu'il est plongé dans le liquide choisi, contenu dans le couvercle d'une boîte de Pétri. Au cours de nos essais, l'instrument tranchant est d'abord un scalpel. Ensuite, pour éviter le dépôt de traces de fer qui provoquent un précipité avec les matières tannantes, nous avons utilisé un morceau de film photographique ou parfois un morceau de verre.

Les extrémités de la coupure sont maintenues sous le liquide et rapprochées à 5 mm. l'une de l'autre à travers un tube long de 7 à 10 cm. qui les maintient en place. Aucune bulle d'air n'est admise dans le tube.

Pendant toute la durée de l'expérience, le tube reste plongé dans le liquide qu'on renouvelle chaque jour. On remplace généralement la boîte de Pétri par un récipient de porcelaine d'une capacité plus faible (de 50 cc), avec l'espoir d'éviter ainsi une trop grande dilution des substances actives postulées.

La plante-mère est en pleine terre ou en pot. Dans ce dernier cas, l'expérience a lieu en serre — parfois, au laboratoire. — Les premiers jours, le plant est placé dans une atmosphère humide. Lorsqu'il a des racines, on le repique en pot.

Au début de nos essais, nous utilisons de l'eau ordinaire.

Plus de cinquante plants sont expérimentés. Les extrémités de la coupure noircissent et semblent flétrir. Nous décidons alors de recouper tous les deux jours quelques millimètres des extrémi-

tés du filet, afin d'éliminer les tissus morts. L'opération se fait sous eau. Tout se maintient bien en vie, parfaitement frais, mais le résultat quant à la floraison et au nombre de dents des feuilles est homogène : les plants se comportent comme s'ils étaient isolés.

Nous rapprochons alors dans le tube les extrémités du filet jusqu'à ce qu'elles se touchent : nous employons de l'eau distillée ; le résultat est encore négatif.

Nous utilisons ensuite diverses huiles — notamment de l'huile de ricin pharmaceutique — L'huile abîme les tissus du filet ; elle y pénètre lentement et détruit progressivement le filet et le plant lui-même sans que le moindre résultat favorable au développement puisse être noté.

Ainsi, les substances actives qui doivent circuler normalement dans les filets venant des feuilles de la plante-mère vers les plants, ne semblent pas diffuser à travers un film d'eau ou d'huile, du moins avec notre technique.

CONCLUSIONS DE LA DEUXIÈME PARTIE

1. Nos expériences nous permettent d'affirmer que *la plante-mère en fleur dirige le développement des méristèmes des plants en contact. Elle déclanche la première floraison et règle la courbe des dents des feuilles* (Chapitre II). Elle déclenche de même la floraison des bourgeons axillaires des hampes florales de type normal (Chapitre I).

2. Il semble que la feuille de la plante-mère est l'organe actif dans ces processus (Chapitre IV).

3. Nous postulons l'existence d'une ou plusieurs substances agissant sur le développement des plants venant des feuilles adultes de la plante-mère et passant aisément dans les tissus vivants du filet.

4. Nous n'avons pas réussi à faire traverser par ces substances un film liquide plus ou moins mince. (Chapitre V).

5. Enfin, dans tous les cas où nous obtenons la floraison des plants — plants en contact avec une plante-mère, ou plants en contact avec une feuille-mère — l'extrémité des dents de leurs feuilles porte une plage rouge.

Dans les cas où nous ne constatons pas de floraison — stolons isolés — cette plage est incolore. En même temps, le limbe de nouvelles feuilles étalées reste longtemps d'un vert pâle (Chapitre III).

Ces différences de couleur reflètent vraisemblablement des variations de contenu chimique.

TROISIÈME PARTIE

EXPÉRIENCES SUR L'ACTION DE DIVERSES PHOTOPÉRIODES SUR LE DÉVELOPPEMENT DU FRAISIER DES QUATRE-SAISONS

Les expériences que nous avons réalisées précédemment ont permis de trouver quelques indications relatives à des facteurs substantiels capables de déterminer la floraison des hampes et des stolons en contact avec une plante-mère de fraisier des quatre-saisons adulte. Nous avons expérimenté sur des parties de plantes en fleur depuis longtemps, mais nous n'avons pas suivi ces plantes elles-mêmes, au point de vue des conditions qui, à partir du semis, les ont amenées à devenir sexuées.

On sait que la durée relative du jour et de la nuit peut influencer la sexualisation. En modifiant cette durée, on peut hâter, ou au contraire retarder, voire empêcher, la floraison de certaines espèces de plantes (voir à ce sujet le chapitre relatif aux données de la littérature).

Normalement, le développement du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges se déroule à partir du semis dans une période où les jours sont longs (plus de 12 h.) et les nuits courtes (moins de 12 h.). En appliquant artificiellement des conditions inverses de durée d'éclairement (jours courts : 8 ou 10 h. et nuits longues : 16 ou 14 h.), on peut espérer agir sur les phénomènes internes qui aboutissent, dans les conditions naturelles, à la maturation sexuelle.

Nous procédons comme suit : *le développement des plantes traitées* par jours courts, est comparé à celui de *plantes témoins*, cultivées au même moment, en jours normaux. Toutes ces plantes proviennent d'un même semis et sont semblables au moment de la mise en expérience, du point de vue de leur aspect et de leur âge physiologique.

Nous avons signalé, dans la première partie, que la courbe du nombre de dents *varie selon les lots de fruits dont les plantes proviennent*, en particulier selon l'âge de ces lots (voir p. 46, Tableau I). Aussi, pour que les séries d'une expérience sur l'action des jours courts soient comparables, il ne suffit pas qu'elles aient été semées en même temps, à partir de fruits d'une même variété, celle du fraisier que nous cultivons : *les fruits doivent encore*

provenir du même lot, avoir été récoltés en même temps, de préférence sur les mêmes plantes.

Chaque expérience comporte trois séries :

a) *Une série soumise à des jours de durée normale*, du printemps puis de l'été. Du 30 avril au 1er septembre, le jour dure de 16 à 13 h., avec un maximum fin juin.

b) *Une série soumise à des jours de 10 h.* ; la nuit est de 14 h. (de 6 h. du soir à 8 h. du matin). Les plantes de cette série sont installées à côté des plantes de la série précédente, dans les mêmes conditions, en pot, où en pleine terre.

c) *Une série soumise à des jours de 8 h.* La nuit est de 16 h. (de 4 h. de l'après-midi à 8 h. du matin) ; la série est installée dans les mêmes conditions de culture, à côté des séries précédentes.

La nuit est obtenue en renversant un « pot de fleur » en terre cuite, sur la plante traitée par jours courts. Le trou, qui perce normalement le fond du pot, est soigneusement bouché à l'aide d'un bouchon de liège ; on enfonce les bords du pot de 1 à 2-3 cm. dans la terre.

Les plantes traitées sont cultivées, comme les témoins, selon les techniques indiquées dans le chapitre consacré aux méthodes générales de culture (voir p. 32 et suivantes).

CHAPITRE I

APPLICATION DE JOURS COURTS A PARTIR DU SEMIS

Le 27 mai 1949, nous semons trois séries de 8 fruits, provenant d'un même lot, récolté depuis neuf mois, en août 1948.

Une série constitue la série témoin, les deux autres, les séries en jours courts (de 8 et 10 h.). Les jours courts sont appliqués dès le moment du semis.

Le 4 juin, on trouve 5 germinations (la radicule grandit) dans la série en 8 h., 3, en 10 h. ; 2, en jours normaux. Le 16 juin, la première feuille commence à grandir chez la majorité des plantes des trois séries. Vers la fin juin, la deuxième feuille grandit, un peu plus tôt en jours normaux qu'en jours courts. Le 8 juillet, les troisièmes feuilles sont en pleine croissance et s'étalent. On en trouve 7 en jours normaux ; 4, en 10 h. ; une seule, en 8 h.

Tableau XXI

Nombre de dents des premières feuilles des plantes cultivées en jours normaux et en jours courts dès le semis.

Témoins en jours normaux					Traités en jours courts dès le semis				
N° des plantes	1e F.	2e F.	3e F.	4e F.	N° des plantes	1e F.	2e F.	3e F.	4e F
						Jours de 8 heures			
1	5	5	12	14	1	5	5	7	7
2	5	6	7	11	2	5	5	mort	
3	5	6	11	13	3	5	5	6	7
4	5	7	12	14	4	5	5	5	mort
5	5	6	10	14	5	5	5	mort	
6	5	7	8	13	6	5	5	mort	
7	5	6	12	14	7	5	5	5	5
8	5	6	11	12	8	5	5	mort	
Moy.	5	6,1	10,3	13,1	Moy.	5	5	5,7	6,3
						Jours de 10 heures			
					1	5	6	7	mort
					2	5	5	6	mort
					3	5	5	6	7
					4	5	5	6	mort
					5	5	5	9	12
					6	5	6	7	12
					7	5	5	7	11
					8	5	5	8	11
					Moy.	5	5,2	7	10,6

Les plantules des séries en jours courts sont fragiles. Surtout en 8 h., elles meurent facilement, au point qu'il en reste trois vivantes seulement lorsque la 4e feuille grandit, et elles sont encore mal portantes (Tableau XXI). Par bonheur, en 10 h. d'éclairement, la situation paraît meilleure. Trois plantes sur

huit sont mortes quand la 5e feuille grandit ; les 5 survivantes sont bien portantes.

Après l'étalement de la 3e feuille, une racine apparaît à partir du nœud cotylédonaire (1re racine « cotylédonaire »). Nous avons décrit cette racine au cours du développement normal. Nous la trouvons aussi bien en 10 h. qu'en jours normaux. Mais en 8 h., nous ne l'apercevons pas.

Enfin, en ce qui concerne les limbes, nous constatons qu'en 8 h. comme en 10 h., leurs dimensions sont réduites. Les cotylédons et les feuilles sont d'un vert pâle, tandis qu'en jours normaux, le vert est franc et sombre.

La première feuille compte cinq dents dans les trois séries (Tableau XXI). La deuxième feuille a 5 dents en 8 h., comme la première. En jours normaux, elle a, par contre, six et sept dents, plus rarement cinq. En 10 h., six deuxièmes feuilles ont cinq dents, les deux autres, six.

Cette différence en faveur de la série en jours normaux s'accentue avec la 3e et la 4e feuille. A la 4e feuille, on trouve 14 et 13 dents en jours normaux ; mais, en jours de 8 h., la plante 7 par exemple, fait, *pour la* 4e *fois*, une feuille de cinq dents ; les plantes 1 et 3 ont une 4e feuille de 7 dents. En 10 h., il semble que le nombre de dents augmente assez fortement avec la 4e feuille etteignant les chiffres de 11 et 12 (Tableau XXI).

Il apparaît donc que :

1° Le traitement par jours courts, à partir du semis, est nuisible aux plantes jusqu'à provoquer leur mort ; la coloration des cotylédons et des feuilles est pâle ; leurs dimensions sont petites.

2° La formule dentaire des feuilles est modifiée, surtout par l'application de 8 h. de jours. Dans cette dernière condition, le nombre de dents est nettement plus bas. (voir le diagr. 8. I. fig. 45, p. 130).

Ainsi, les jours courts paraissent retarder le développement dès les premiers stades, par rapport au comportement des plantes témoins en jours normaux.

CHAPITRE II

APPLICATION DE JOURS COURTS APRÈS L'ÉTALEMENT DE LA PREMIÈRE FEUILLE

En appliquant les jours courts — surtout de 8 h. — dès le moment du semis (mois de mai), il ne paraît pas facile de cultiver les plantes pendant plusieurs mois. Il est probable que la culture serait plus facile, si on appliquait les jours courts, après qu'une partie du développement a eu lieu en jours normaux.

Dans cette éventualité, nous semons en longueur de jour normal (mai-juin), un certain nombre de fruits du même âge et appartenant au même lot. Les plantules germent bien et sont nettement vertes.

Au moment de la croissance de la 2e feuille, nous appliquons des jours courts ; nous faisons *trois séries* : une en jours normaux (témoins de 15 h. environ) ; une en jours de 10 h. et une en jours de 8 h.

Notre exposé des résultats concerne deux essais séparés. Le premier a été couplé avec l'expérience du chapitre I (Tableau XXII et diagr. 8, II — fig. 45, p. 130) ; nous le suivons jusqu'à la 4e feuille. Le second essai est plus complet (diagr. 8, III — fig. 45, p. 130 et diagr. 7, fig. 44, p. 126 — Tableau XXIII).

Le nouveau traitement ne met pas en danger la vie des plantes ; on ne constate pas de mort. Cependant, chez les plantes qui grandissent en jours courts, les feuilles ont une tendance nette à devenir pâles (la 2e et les suivantes).

En jours de 8 heures, à partir de la 3e feuille, il y a un retard dans la croissance des feuilles. Tandis que, sur 20 plantes exposées à des jours normaux, 14 ont le 14 mai 1949 une troisième feuille étalée ; et qu'en jours de 10 heures, on en trouve 7 sur 10 plantes ; en jours de 8 heures, il y en a 4 seulement sur 10. Le retard dans la croissance en 8 h persiste et tend à s'accentuer dans la suite. En particulier, la croissance de la première racine cotylédonaire est retardée en 8 h., bien qu'en 10 h., elle est très légèrement en avance par rapport au témoin en jours normaux (Tableau XXIII).

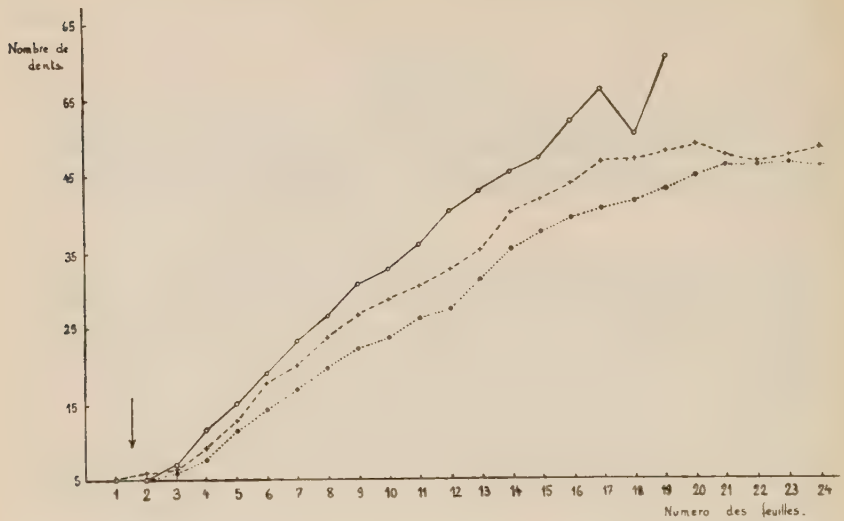


FIG. 44, diagramme 7.

Nombre de dents des feuilles successives de plantes soumises à des jours normaux (o———o) ou à des jours courts (8 h. : ●----------● ; 10 h. : +———+) après l'étalement de la 1re feuille (flèche).

Les dimensions de la 2e et de la 3e feuille sont inférieures en jours de 8 h. En jours normaux et en 10 h., elles sont plus considérables. Par la suite, les dimensions de chaque nouvelle feuille restent faibles en 8 heures.

Les phénomènes les plus facilement chiffrables concernent le nombre de dents. La première feuille a grandi en jours normaux dans toutes les séries ; elle a partout cinq dents. La deuxième subit des jours courts, dans deux séries. Le tableau XXII montre qu'en 10 h. de jour, elle a plus de dents qu'en jours normaux. En 8 h., on en trouve autant. Le tableau XXIII confirme ce fait : en 10 h. de jour, la 2e feuille a plus de dents qu'en jours normaux. En 8 heures, il y en a moins, mais la différence est faible.

Les choses changent à peine avec la 3e *feuille* : cette feuille a, dans tous les cas, presqu'autant de dents en jours courts qu'en jours normaux. Dans la série représentée par le Tableau XXII, elle a entre 7 et 12 dents, dans toutes les longueurs de jours. On constate le même résultat dans la série représentée par le tableau XXIII.

Tableau XXII

Nombre de dents des premières feuilles de plantes cultivées en jours normaux ou en jours courts à partir de la croissance de la deuxième feuille (1re série d'essais).

Témoins en jours normaux					Traités en jours courts (après l'étalement de la 1°F.)				
N° des plantes	1re F	2e F	3e F	4e F	N° des plantes	1re F	2e F	3e F	4e F
	Jours normaux					Jours de 8 h.			
1	5	5	12	14	1	5	5	12	13
2	5	6	7	11	2	5	7	9	12
3	5	6	11	13	3	5	6	9	11
4	5	7	12	14	4	5	6	7	7
					Moy.	5	6	9,2	10,7
						Jours de 10 h.			
5	5	6	10	14	1	5	7	9	12
6	5	7	8	13	2	5	7	9	12
7	5	6	12	14	3	5	6	9	10
8	5	6	11	12	4	5	7	8	10
Moy.	5	6,1	10,3	13,1	Moy.	5	6,7	8,7	11

Avec la 4e feuille, la série en jours normaux est, pour la première fois, nettement favorisée par rapport aux séries en jours courts. Les plantes du tableau XXII ont généralement en jours normaux de 14 à 13 dents à la quatrième feuille, contre 10, 11 et 12 en jours courts. L'examen du tableau XXIII, plus complet, conduit aux mêmes conclusions ; il y a moins de dents en jours courts. La série en 8 h. est plus nettement défavorisée que la série en 10 h.

Dans la suite du développement, les différences entre les séries s'accentuent.

Les résultats relatifs à la 10e *feuille* se présentent comme l'indique le tableau XXIII. Les tableaux qui concernent chaque feuille successive sont analogues. Nous les résumons dans le diagr. 7 — fig. 44. La série en 8 h. est fortement retardée. La série en 10 h. occupe une position intermédiaire.

Lorsqu'avec *la* 16e *feuille*, on atteint, en jours normaux, le « niveau » de 50 dents, les phénomènes préparatoires à la floraison se déroulent. Les extrémités des dents du limbe rougissent ; on observe une chute dans la courbe des dents ; des ramifications secondaires de la tige principale apparaissent.

Pendant ce temps, en jours de 10 h. et, plus lentement, en

TABLEAU XXIII. — *Nombre de dents de quelques feuilles de plantes cultivées en jours normaux ou en jours courts, à partir de la croissance de la* 2e *feuille* (2e série d'essai). *Le tableau concerne spécialement la croissance de la* 3e *feuille dans ses rapports avec la croissance de la première racine cotylédonaire.*

	N° des plantes	2e feuille	3me feuille						4me feuille	10me feuille
			14-5-49		17-5-49		19-5-49		22-5-49		
			État de la 3me F.	Racine Cotyl.	État de la 3me F.	Racine Cotyl.	État de la 3me F.	Racine Cotyl.	Racine Cotyl.		
	1	6	croiss.	—	croiss.	—	6	+	+	12	28
	2	5	croiss.	—	6	—	6	+	?	8	27
	3	5	7	+	7	+	7	sort	2 mm	13	35
J	4	6	croiss.	—	croiss.	—	7	+	+	12	30
o	5	5	6	+	6	+	6	1 mm	4 mm	10	37
u	6	6	7	+	7	+	7	2 mm	5 mm	14	37
r	7	5	7	+?	7	—	7	+	+	10	35
s	8	5	croiss.	+	7	+	7	2 mm	4 mm	13	31
	9	5	7	+	7	+	7	2 mm	7 mm	11	35
N	10	6	7	+	7	+	7	1 mm	3 mm	11	34
o	11	5	7	+	7	+	7	+	1 mm	13	34
r	12	5	7	+	7	sort	7	2 mm	5 mm	13	36
m	13	5	7	—	7	—	7	+	+	13	33
a	14	5	croiss.	—	croiss.	—	7	?	?	7	28
u	15	5	7	—	7	+	7	3 mm	7 mm	14	30
x	16	6	7	+	7	+	7	1 mm	6 mm	13	38
	17	5	10	—	10	+	10	+	+	13	31
	18	5	7	+	7	3 mm	7	6 mm	10 mm	12	37
	19	5	croiss.	+	croiss.	+	7	+	sort	13	33
	20	5	7	—	7	—	7	+	sort	12	30
MOYENNE		5					7			11,8	31

	1	5	7	+	7	sort	7	2 mm	5 mm	10	34
J	2	7	croiss.	—	croiss.	—	7	+	2 mm	12	32
o	3	5	7	+	7	sort	7	3 mm	7 mm	9	32
u	4	7	croiss.	—	croiss.	+	7	+	1 mm	11	24
r	5	5	7	+	7	1 mm	7	4,5 mm	10 mm	10	30
s	6	7	croiss.	—	croiss.	—	6	—	—	11	26
	7	5	7	+	7	2 mm	7	6,7 mm	10 mm	7	29
de	8	6	7	5 mm	7	7 mm	7	10 mm	12 mm	8	29
10 H.	9	5	7	?	7	—	7	2 mm	5 mm	10	27
	10	5	7	+	7	2 mm	7	6,7 mm	10 mm	12	29
MOYENNE		5,7					7			9,9	29,2
	1	5	7	—	7	+	7	1 mm	3 mm	8	27
J	2	5	croiss.	—	croiss.	—	7	+	sort	8	27
o	3	5	croiss.	—	croiss.	—	7	—	—	12	22
u	4	5	invis.	—	invis.	—	invis.	—	—	9	22
r	5	5	croiss.	—	croiss.		6	+	1 mm	8	26
s	6	5	croiss.	+	7	+	7	3 mm	7 mm	9	25
	7	5	7	—	7	+	7	2 mm	4 mm	8	23
de	8	5	croiss.	—	croiss.	—	6	+	+	9	25
8 H.	9	5	7	—	7	—	5	+	?	6	24
	10	5	7	—	7	—	7	+	2 mm	11	21
MOYENNE		5					6,5			8,8	24,2

Explications des abréviations : croiss. = la 3e feuille est en train de croître, mais n'est pas encore étalée (on ne peut pas encore compter les dents).

invis. = la 3e feuille n'apparaît pas encore entre les stipules de la seconde.

\+ = la racine cotylédonaire est constituée dans les tissus du nœud cotylédonaire.

— = la racine cotylédonaire n'est absolument pas visible.

sort = la racine cotylédonaire vient de percer les tissus du nœud cotylédonnaire et sort à l'air libre.

2 mm = la racine cotylédonaire, qui grandit à l'air libre, a 2 mm de long.

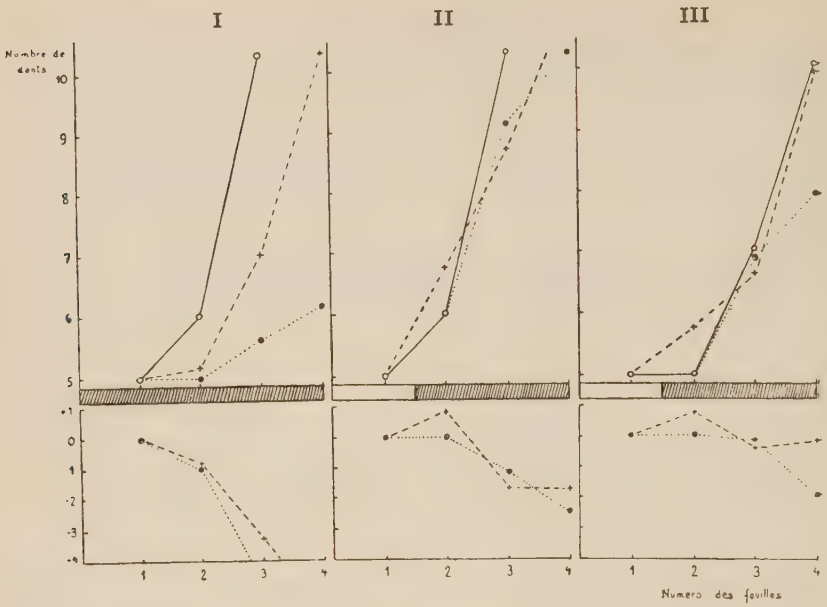


FIG. 45. — Diagramme 8.

Forme de la 2e et de la 3e feuille de quelques plantes dans le cas où la 1re feuille reçoit des jours courts (I) ou, au contraire, des jours longs (II et III). La 2e, la 3e feuille... etc, reçoivent, dans tous les cas, des jours courts (▥)

En haut : courbes du nombre de dents des feuilles successives.

En bas : courbes représentant le nombre de dents observé en moins ou en plus chez les plantes traitées par 8 et 10 h.

o———o = témoins en jours normaux.

+– – – – – + = plantes traitées par 10 h. de jour.

•· · · · · · · · · · · · • = plantes traitées par 8 h. de jour.

jours de 8 h., les dernières feuilles comptent 45 dents. Ce chiffre n'est pas dépassé. La 15e ou la 16e feuille et les suivantes ont un pétiole fortement rougi ; parfois le limbe rougit également, surtout le long des nervures et dans les dents. Ce phénomène est très bien marqué. Il coïncide avec l'arrêt de l'augmentation du nombre de dents au niveau de 40-45 dents.

Tandis que les plantes de la série témoin fleurissent tour à tour, les séries en jours courts font des feuilles de 40-45 dents, sans qu'il y ait la moindre floraison. Par la suite, le rougissement du pétiole et des limbes des plantes en jours courts s'atténue. Par contre, les dents des limbes restent rouges dans la série témoin.

En résumé, lorsque les cotylédons et la première feuille su-

bissent des jours normaux et que les jours courts interviennent au moment de l'apparition de la 2e feuille :

1° Les feuilles qui croissent en jours courts sont plus pâles que celles des témoins.

2° En 8 h. la croissance est lente : le limbe a des dimensions relativement réduites ; la racine cotylédonaire se présente avec retard.

3° La deuxième feuille, bien qu'elle grandisse en jours courts, a autant de dents et peut en avoir plus qu'en jours normaux.

4° La 4e feuille et les suivantes ont moins de dents en jours courts.

5° Le nombre de dents des feuilles ne dépasse pas, au cours du développement en jours courts, la moyenne de 45 dents ; la courbe du nombre de dents stationne à ce niveau. En même temps, on observe des phénomènes de rougissement du limbe et du pétiole. Dans la suite, ces phénomènes ne persistent pas ; les taches colorées s'effacent.

6° Il n'y a pas de floraison en jours courts. Par contre, toutes les plantes en jours normaux fleurissent.

Ainsi donc, en jours courts, le développement, mesuré par le nombre de dents des feuilles est d'abord retardé. Puis, il s'arrête ; la progression de la formule dentaire ne dépasse pas 45 dents. La floraison n'a pas lieu.

Il nous paraît intéressant de remarquer que l'application des jours courts au début de la croissance de la 2e feuille ne produit pas ses effets sur la forme de cette feuille. Celle-ci présente la formule dentaire qu'elle aurait si elle avait été exposée à des jours longs. Elle a des caractéristiques qui correspondent non pas à la photopériode qu'elle subit effectivement, mais bien aux conditions qui ont touché la première feuille.

Sur le diagramme 8, fig. 45, nous comparons le cas où la première reçoit des jours courts (en I), avec le cas où elle subit des jours longs (en II et III). Dans la partie supérieure du diagramme, nous notons le nombre de dents par feuille successive. Dans la partie inférieure, la différence entre le nombre de dents des témoins, pour une feuille donnée, et des traités en 8 ou 10 heures, pour la

même feuille. On voit bien que le nombre de dents de la deuxième feuille ne diminue en jours courts qu'à la condition que la première ait subi elle-même des jours courts. *La forme de la deuxième feuille dépend du traitement qu'on a donné à la première.*

CHAPITRE III

APPLICATION DE JOURS COURTS APRÈS LA CROISSANCE DE LA TROISIÈME FEUILLE

Que se passe-t-il si on commence le traitement par jours courts après l'étalement de la 3e feuille, avant l'apparition de la 4e ?

Dans ce cas, les cotylédons et les trois premières feuilles grandissent en jours longs ; tous ces organes sont colorés en vert-sombre ; la première racine cotylédonaire est en train de croître chez toutes les plantes au moment de l'application des jours courts. Après un certain temps de latence, qui va de la croissance de la quatrième feuille à l'apparition de la 6e, on constate des différences nettes dans le nombre de dents (diagr. 9 fig. 46). Les plants traités en jours courts ont moins de dents que les témoins . Au début (6e, 7e, 8e feuille), on a l'impression que la série en 10 h. est plus défavorisée que la série en 8 h. ; mais, vers la 10e feuille, il apparaît de plus en plus clairement que *c'est la série en* 8 *h.* qui est le plus en retard.

Les limbes des feuilles qui grandissent en jours courts sont pâles. En 8 h. de jour surtout, les dimensions des feuilles sont nettement plus faibles ; elles grandissent avec quelques jours de retard par rapport aux feuilles de même rang en jours normaux.

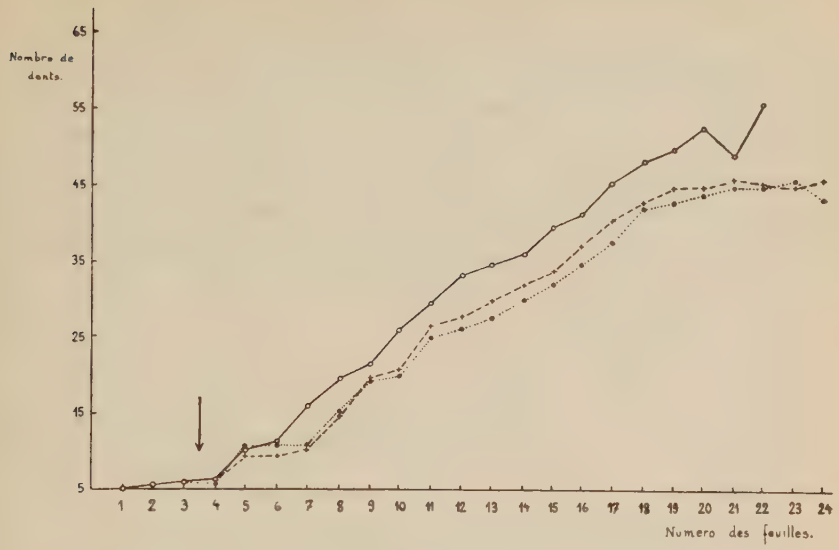


FIG. 46, diagramme 9.

Nombre de dents des feuilles successives de plantes cultivées en jours normaux (o———o) et en jours courts (8h. : •---------- • ; 10 h. : +–·–·–+) après la croissance de la 3e feuille (flèche).

A partir de la 18e feuille, les deux courbes des nombres de dents en jours courts atteignent un plateau situé entre 40 et 45 dents. Les pétioles rougissent ; les limbes font parfois de même, le long des nervures, et aux extrémités des dents.

Pendant ce temps, dans la série en jours normaux, on a dépassé les 50 dents avec la 19e feuille ; les extrémités des dents rougissent. Les phénomènes qui préparent la floraison se présentent ; bientôt, voici la première fleur.

En jours courts, le rougissement des pétioles diminue. Les feuilles continuent à croître successivement. Le nombre de leurs dents oscille entre 40 et 50. Il n'y a pas de floraison.

Remarque sur l'apparition des premiers stolons.

Pendant le développement de la plante, en jours normaux, comme en jours courts, on voit apparaître, à un moment donné, les premiers stolons. Ils ne se montrent pas au même moment dans les diverses séries.

TABLEAU XXIV

Moment de l'apparition du 1er stolon en relation avec la longueur du jour.

JOURS NORMAUX			JOURS DE 8 HEURES		
N° des plantes	Rang de la feuille	Nombre de dents	N° des plantes	Rang de la feuille	Nombre de dents
1	12me	35	1	13me	28
2	pas encore de stolon à la 16me		2	14me	32
3	13me	37	3	16me	29
4	12me	34	4	15me	31
5	13me	30	5	16me	39
			JOURS DE 10 HEURES		
6	14me	44	1	13me	29
7	12me	37	2	13me	28
8	13me	36	3	13me	30
9	11me	33	4	15me	31
10	11me	31	5	13me	35

En jours normaux, ils se présentent à partir de la 11e feuille ; ils sont presque tous visibles à la 13e feuille (Tableau XXIV). En 10 h., on en trouve à partir de la 13e feuille ; en 8 h., généralement plus tard, à la 16e feuille, par exemple (plantes 3 et 5 — série de 8 h. Tableau XXIV).

Nous avons indiqué dans le tableau XXIV le nombre de dents de la feuille à l'aisselle de laquelle croît le premier stolon. Dans les trois séries, cette feuille n'a pas loin de 30 dents ou plus. Nous n'avons pas étudié les plants qui se forment le long des stolons, du point de vue de l'effet des jours courts sur leur aspect.

* * *

En somme, le traitement par jours courts appliqué après l'étalement de la 3e feuille a les mêmes effets que le traitement appliqué après la première feuille. En 8 h., les limbes sont pâles, et leurs dimensions quelque peu réduites ; les feuilles se succèdent lentement.

L'effet des jours courts sur le nombre de dents se fait sentir *à partir de la* 6e *feuille*. Les deux premières feuilles qui grandissent en jours courts (la 4e et la 5e feuille) ont autant de dents que

les feuilles correspondantes des plantes-témoins. Le temps de latence est, comme précédemment, de deux feuilles.

En jours courts, la courbe du nombre de dents atteint un plateau. On observe, à ce moment, un rougissement des limbes, le long des nervures et des pétioles.

Enfin, et de manière constante, on ne constate pas de floraison. Par contre, les stolons se forment dans toutes les conditions de durée de jour.

CHAPITRE IV

APPLICATION DE JOURS COURTS SUR UNE PLANTE MUNIE DE 17 FEUILLES

Quand une plante se développe en jours courts à partir de l'une de ses premières feuilles, la floraison ne se produit pas. Le nombre de dents de feuilles successives ne dépasse pas le niveau de 40 à 45 dents.

Nous nous proposons d'appliquer le traitement par jours courts, au moment où les plantes ont franchi le « palier » de 45 dents à la suite de leur développement en jours longs, mais avant qu'elles ne montrent les premiers symptômes préparant la floraison. Nous savons que ces symptômes se présentent lorsque les dernières feuilles ont plus de 50 dents.

Nous semons des graines au début de février, dans le but de disposer, vers juin-juillet, de plantes qui atteignent le niveau de 50 dents. Nous les laissons se développer jusque là en jours normaux. Lorsqu'elles ont 17 feuilles, les 45 dents sont dépassées (47 dents en moyenne). Nous sommes le 4 juin.

A ce moment, nous faisons trois séries ; une série en jours normaux et deux séries en jours courts, de 8 et 10 h. Tous les dix jours, nous notons le nombre de dents de la dernière feuille étalée. (suivre sur le diagr. 10, fig. 47). Le 14 juin, on atteint les 50 dents dans la série en jours normaux ; la série en 8 h. a à peine moins de dents ; la série en 10 h. à peine un peu plus.

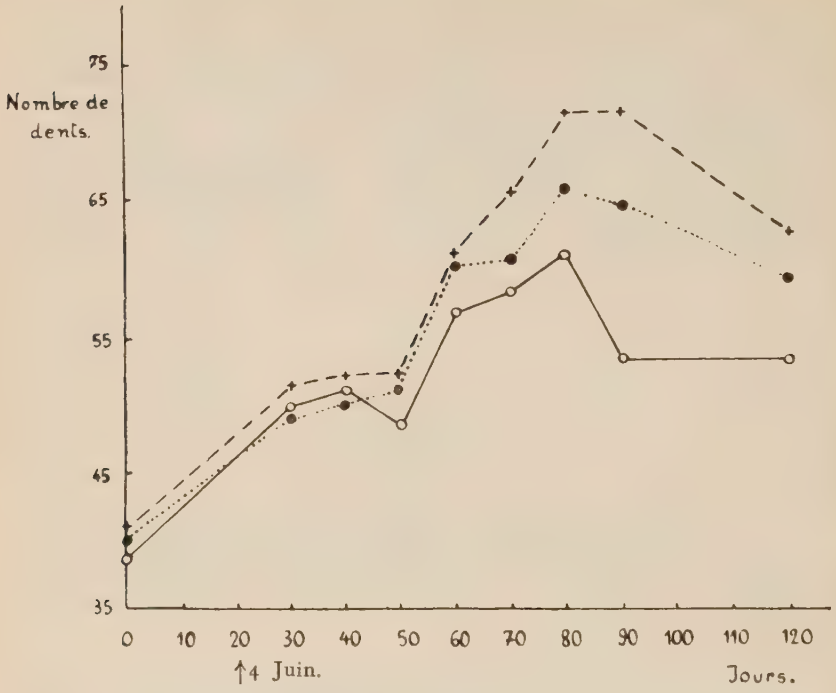


FIG. 47, diagramme 10.

Courbe du nombre de dents des feuilles chez des plantes qui subissent des jours normaux (o———o) ou des jours courts (8 h. :●--------●) (10 h. : +--------+) à partir de leur 17e feuille.

En abscisse, nous indiquons le moment où les observations sont faites ; on compte le nombre de dents de la dernière feuille qui a grandi à ce moment-là.

Le 24 juin, on trouve 52 dents en moyenne en jours normaux et un nombre analogue en jours courts. L'effet des jours courts se marque seulement dans la pâleur des nouvelles feuilles.

Le 4 juillet, on observe, en jours normaux, la chute du nombre de dents, un des symptômes de l'approche de la floraison. En 8 h., ce nombre continue à augmenter ; en 10 h., il est stationnaire. Les chiffres, en jours courts, sont plus élevés qu'en jours normaux.

On constate ensuite, en jours normaux, comme en jours courts, une augmentation brusque du nombre de dents. On obtient 57 dents en moyenne en jours normaux, contre 60 en jours courts.

70 jours après le début de l'expérience, la différence en faveur des jours courts persiste. Il y a 59 dents en moyenne en jours normaux, contre 61 en 8 h., et 65 en 10 h.

Cette situation s'accentue dix jours plus tard. Tandis qu'en jours normaux, on compte 61 dents en moyenne, on en observe 65 en 8 h. et 71 en 10 heures.

TABLEAU XXV

Etat des plantes 90 jours après le début de l'expérience.

	N° des plantes	Nombre de dents	Floraison	Rougissement des limbes
JOURS NORMAUX	59	54	+	
	60	51	+++	
	61	51	++	
	62	51	++	
	63	72	+	
	64	46	+++	
	65	58	+	
	66	53	++	
	67	58	+	
	68	52	+++	
Moyenne		54,6		
JOURS de 8 H.	49	64		+
	50	67		+
	51	58		+
	52	64	++	
	53	70		
Moyenne		64,8		
JOURS de 10 H.	54	65		+
	55	76	+	
	56	54	++	
	57	69		+
	58	77		+
Moyenne		71,7		

\+ = floraison d'un stolon ; la plante-mère fleurit peu après.
++ = floraison de la plante-mère
+++ = floraison de la plante mère et des stolons.

A ce moment, les feuilles rougissent fortement en jours courts, d'abord le long du pétiole, puis le long des nervures du limbe jusqu'à l'extrémité des dents. Certaines dents sont rouges sur toute leur surface. La coloration verte des feuilles reste pâle.

Les jeunes feuilles, en train de croître, sont particulièrement

rouges, surtout sur la face extérieure, inférieure. Les dimensions des limbes sont beaucoup plus grandes qu'en jours normaux. Ils ont tendance à se tordre.

90 jours après le début de l'expérience, les feuilles qui croissent en jours normaux sont, sans exception, d'un vert franc. Les plantes présentent des ramifications feuillées dressées ; la plupart forment des hampes et fleurissent. Le nombre de dents des feuilles tombe en-dessous de 55 (Tableau XXV).

En jours courts, quelques plantes fleurissent aussi, comme si elles étaient en jours normaux (Tableau XXV, 2 plantes sur 5 en 10 h. : n° 55 et 56 ; 1 plante sur 5 en 8 h. : n° 52). Chez ces plantes, le rougissement des feuilles est très faible ou nul ; le nombre de dents s'abaisse (bien qu'il soit encore élevé) au début de la floraison (Tableau XXV, 54 dents chez la plante 56 — 64 chez la plante 52 ; chez la plante 55, la floraison de la plante-mère se produit vers le 110e jour). Par contre, chez les plantes qui ne fleurissent pas en jours courts, le rougissement des limbes atteint un maximum avec une certaine feuille, puis il y a diminution de la coloration rouge ; les nouvelles feuilles sont souvent petites et rabougries. En 10 h., leur nombre de dents peut être très élevé (près de 80 dents) et elles présentent parfois *quatre folioles*. (fig. 48). Toutefois, en général, le nombre de dents diminue pour s'installer autour de 60 dents en moyenne.

Les plantes en jours courts font constamment de nouvelles feuilles. Cependant, elles paraissent malades. Un certain nombre meurent. Celles qui restent sont soignées à part et maintenues en jours courts ; mais malgré nos soins, elles meurent également.

Quant aux plantes en fleurs, elles sont bien vivantes et continuent à fleurir.

Ainsi, l'application des jours courts qui empêche la floraison lorsqu'elle s'exerce à partir du moment où les plantules sont munies de quelques feuilles, a la même action lorsqu'elle s'exerce sur les plantes plus âgées, qui se préparent à fleurir.

Mais chez une plantule ou chez une plante de quelques feuilles, le nombre de dents est faible et se maintient en-dessous de 50 dents en jours courts.

Chez une plante de 17 feuilles, au contraire, le nombre de dents augmente en jours courts ; le maximum est supérieur à 50 dents ; il peut aller jusqu'à 80 dents ; dans ce cas, il y a formation de

Fig. 48.

Feuilles à 4 folioles (plus de 70 dents) obtenues par traitement par jours courts (10 heures) de plantes qui se sont développées auparavant en jours normaux jusqu'à la 17e feuille.

feuilles spéciales de 4 folioles. On constate un rougissement très marqué des pétioles et des limbes (le long des nervures jusqu'à l'extrémité des dents). Cette coloration, après être passée par un maximum, s'atténue et disparaît.

L'action des jours courts sur le nombre de dents des feuilles dépend donc du stade de développement que la plante a atteint au moment de leur application.

En utilisant le schéma proposé dans la première partie, concernant l'évolution des tendances « foliaires » et « florales » au cours du développement, *nous interprétons ce résultat comme suit* :

Pendant les premiers stades du développement, la tendance « foliaire » croît constamment sans être gênée par la tendance « florale » : un retard dans le développement se marque par une diminution de l'intensité de la tendance « foliaire ». Lorsqu'ils sont appliqués pendant les stades qui suivent le semis, les jours courts retardent l'évolution des activités morphogénétiques du méristème, puisque la formule dentaire des feuilles augmente plus lentement en jours courts qu'en jours normaux.

Pendant les derniers stades du développement, en particulier au moment où la floraison se prépare, la tendance « florale » remplace la tendance « foliaire ». L'antagonisme se marque normalement dans la chute du nombre des dents caractéristiques de cette période. Un retard dans le développement correspond alors à une diminution de la tendance « florale » au profit de la tendance « foliaire ».

C'est ce qu'on observe en effet : la plante ne fleurit pas et le nombre de dents est plus grand en jours courts.

Cette augmentation du nombre de dents, due à l'application de jours courts sur une plante de 17 feuilles (dont la 17^{e} a environ 45 dents) représente donc, elle aussi, *un retard dans le développement.*

CHAPITRE V

APPLICATION DE JOURS COURTS A UNE PLANTE ADULTE EN FLEUR

Si les jours courts empêchent la floraison lorsqu'ils sont appliqués à des plantes se trouvant à divers stades et qui n'ont pas encore fleuri, quelle sera leur action sur des plantes en fleur ?

Nous allons examiner d'abord les réponses de la plante-mère sexuée, sans nous occuper des plants qu'elle forme. Nous étudierons les plants ensuite.

La plante-mère.

En mars 1949, nous disposons d'une trentaine de plantes, ayant fleuri pour la première fois en automne 1948 et ayant passé l'hiver en pleine terre. Leurs feuilles sont petites, mais comptent beaucoup de dents. La moyenne se situe entre 50 et 55 dents.

Ces chiffres ne représentent pas la moyenne du nombre de dents de la dernière feuille de chaque plante. Les plantes ont plusieurs « dernières feuilles », celles des diverses ramifications feuillées qui apparaissent pendant la floraison, de telle sorte que notre évaluation a dû être faite de la manière suivante : nous notons le nombre de dents de la dernière feuille de trois ramifications prises au hasard. Il y a trois chiffres par plante ; nous faisons la moyenne de tous les chiffres recueillis.

Le 15 avril, les premières feuilles du printemps grandissent. La culture a bonne allure.

Les plantes sont caractérisées par un nombre de dents moyen à peu près équivalent et les hampes commencent à pousser partout.

Nous faisons trois séries de dix plantes. L'une est en 10 h. de jour ; l'autre en 8 h. ; la 3e reste en jours normaux de printemps (jours de 15 h. environ).

La reprise de la croissance au printemps correspond à une chute dans le nombre de dents des feuilles. Cela coïncide avec l'apparition d'un grand nombre de nouvelles ramifications

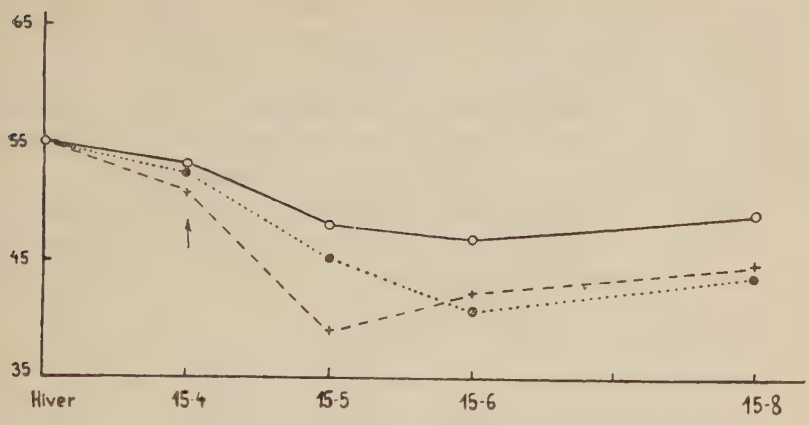


FIG. 49, diagramme 11.

Évolution du nombre de dents des feuilles de plantes en fleurs cultivées en cours normaux (o——o) ou en jours courts (8 h. : ●·····● et 10 h. : +——+) à partir du 15 avril 1949 (flèche).

feuillées. Nous savons que les premières feuilles de ces ramifications ont peu de dents, généralement trente à quarante. Leur présence tend à abaisser les moyennes. La chute est plus forte en jours courts qu'en jours normaux. Le 15 mai, on trouve en moyenne moins de 40 dents en 10 h. ; 45 en 8 h. ; 48,5 en jours normaux (diagr. 11, fig. 49).

Le 15 juin, il y a en moyenne 41, 5 dents en 8 h. ; 42,5 en 10 h. ; 48 en jours normaux.

Le 15 août, on observe moins de 45 dents en moyenne dans la série en jours courts, il y a environ 50, dans la série en jours normaux. Dans la suite, cette proportion en faveur des jours normaux se maintient.

Les feuilles sont nettement pâles en jours courts. Les extrémités des dents restent incolores longtemps après l'étalement du limbe, alors qu'en jours normaux, elles deviennent intensément rouges dès que chaque feuille cesse de croître.

Les dimensions sont moindres en jours courts. Les folioles latéraux, par exemple, y mesurent les 3/4 de leur longueur en jours normaux.

La floraison se poursuit en jours courts, aussi bien qu'en jours normaux. Les hampes sont très souvent de type normal dans les deux cas. Les fleurs sont bien conformées. On obtient des

fruits et des graines. Mais sur chaque plante en jours normaux, (au milieu de juillet) on trouve environ 9 hampes en vie, tandis qu'il y en a 6 à 7 en 10 h. et 5 seulement en 8 h.

Le nombre de stolons émis varie en raison inverse du nombre de hampes. On compte à un même moment une dizaine de stolons par plante en jours de 8 h., contre 5 en jours normaux.

L'expérience a été poursuivie jusqu'au mois d'octobre ; à ce moment, les plantes en 8 et 10 h. se portent mal. Elles fleurissent encore. Les plantes en jours normaux restent par contre bien portantes.

Les plants.

Le bourgeon terminal des stolons forme des plants. Nous savons que la courbe du nombre de dents des feuilles des plants en contact avec une plante-mère en fleur, cultivée en jours normaux, est celle du diagr. 5, fig. 33, p. 78.

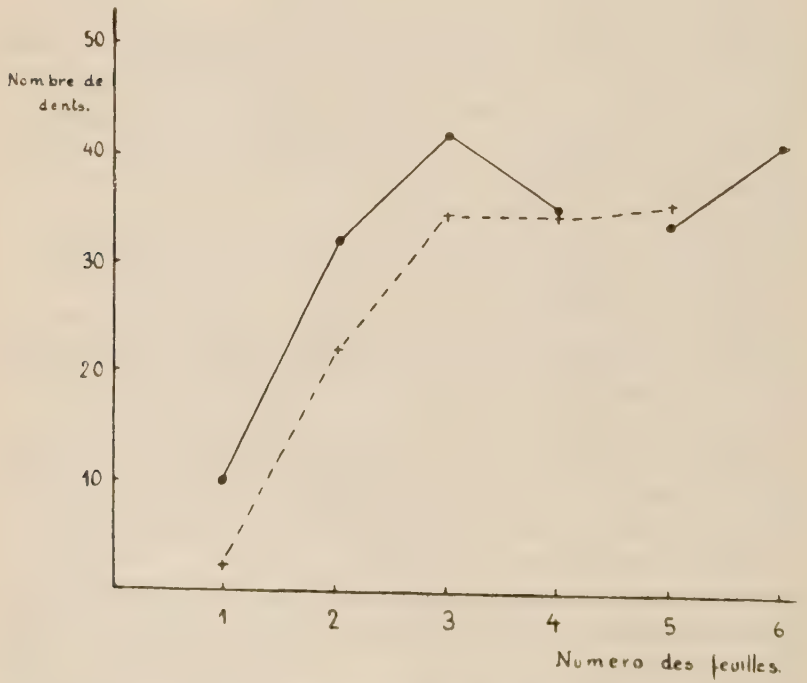


Fig. 50, diagramme 12.

Courbe du nombre de dents de plants en contact avec une plante mère en fleurs cultivée en jours normaux (●——●)ou en jours courts (8 ou 10 h. : +——+)

Nous lui comparons, sur le diagr. 12, fig. 50, la courbe qu'on obtient sur les plants en contact avec une plante-mère en fleur, mais cultivée *en jours courts.*

Le plants peuvent être placés indifféremment en jours courts ou en jours normaux (la plante-mère étant en jours courts). La longueur du filet permet en effet de traiter la plante-mère par jours courts sans traiter les plants ; on peut aussi traiter la plante et le plant.

Dans l'une et l'autre de ces conditions, le nombre de dents des feuilles des plants est bas. On n'atteint pas 40 dents, ni à la 3e feuille (comme cela se passe au contact d'une plante-mère en jours normaux), ni à la 4e, ni même à la 5e feuille. Le nombre de dents des feuilles augmente très lentement de feuille à feuille. Les plants fleurissent tard.

Le développement du plant dépend donc essentiellement des conditions de durée de jours auxquelles la plante-mère est soumise.

* * *

Il apparaît que les jours courts appliqués sur une plante-mère en fleur sont à la fois défavorables à la floraison de cette plante et des plants ; sur la plante-mère en particulier, il y a un nombre réduit de hampes et les plants fleurissent tard. L'application des jours courts est aussi défavorable à la formule dentaire des feuilles. Cependant, la floraison continue. Si on s'en réfère à l'hypothèse de la première partie, il semble que, puisque la floraison est défavorisée, le nombre de dents devrait augmenter. Mais on constate que l'équilibre entre les tendances « foliaires » et « florales » antagonistes se maintient. *Les deux tendances diminuent parallèlement d'intensité.*

En appliquant des jours courts à une plante en fleur, on ne peut d'ailleurs chercher à retarder le développement : *il est entièrement accompli au moment de cette application.* Il s'agit de le faire *régresser. Nous n'y parvenons pas.*

En résumé,

1° L'application de jours courts sur une plante qui a fleuri n'empêche pas de nouvelles floraisons ; elle ne produit pas la régression du développement.

2° Cependant le nombre des hampes diminue, tandis qu'on trouve plus de stolons.

3° Le nombre de dents des feuilles est abaissé.

4° La couleur des feuilles est plus pâle ; l'extrémité des dents ne rougit pas, même après l'étalement du limbe.

CONCLUSIONS DE LA TROISIÈME PARTIE

I. Les deux photopériodes de jours courts (8 et 10 h.) ont des effets différents selon qu'elles sont appliquées à partir de tel ou tel stade du cycle biologique des plantes.

A partir du semis ou à partir d'un âge physiologique qui correspond aux premières feuilles, ou même jusqu'à la 17e feuille, les jours courts empêchent la floraison. Par contre, la floraison continue à se produire chez une plante en fleur depuis longtemps, au moment de l'application des jours courts ; il faut toutefois remarquer que l'on constate, dans ce cas, une diminution du nombre de hampes nouvelles, d'autant plus forte que la photopériode est courte.

On peut donc dire qu'en général, l'effet des jours courts sur la floraison est nuisible . La plante a besoin de jours longs pour fleurir normalement.

II. Lorsqu'on applique des jours courts sur une plantule, le nombre de dents des feuilles successives est abaissé et limité à un maximum, inférieur aux valeurs qu'on obtient dans les cultures en jours normaux. Les jours courts sont *défavorables* à la progression de la formule dentaire.

Lorsqu'on les applique, par contre, à une plante de 17 feuilles qui n'est pas loin de fleurir, les jours courts sont *favorables* au nombre de dents. Le nombre des dents va jusqu'à 80 ; certaines feuilles sont munies de quatre folioles.

Enfin, si l'on applique les jours courts à une plante en fleur, ils sont à nouveau *défavorables* au nombre de dents.

Cette variabilité de l'effet des jours courts se retrouve dans les dimensions des feuilles : elles sont plus grandes ou au contraire plus petites, selon l'époque de l'application.

On distingue de la sorte *trois périodes dans le développement de la plante*, différentes par leur réaction aux jours courts :

a) *la période de la plantule de quelques feuilles* : les jours courts diminuent le nombre de dents des feuilles — pas de floraison.

b) *la période de la plante qui se prépare à fleurir* : les jours courts augmentent le nombre de dents des feuilles — pas de floraison.

c) *la période de la plante en fleur* : Les jours courts diminuent le nombre de dents des feuilles — la plante continue à fleurir mais moins intensément.

Dans les deux premières périodes, les jours courts retardent, puis empêchent le développement. Dans la dernière, la floraison est établie, les jours courts ne paraissent pas pouvoir faire régresser le développement.

III. L'action des jours courts sur la floraison et sur le nombre de dents s'accompagne de modifications apportées à la couleur des feuilles.

Les feuilles étalées d'une plante en fleur ont, en jours normaux, des dents fortement colorées en rouge. En jours courts, même lorsque les feuilles nouvelles sont étalées depuis longtemps, leurs dents restent incolores.

Des phénomènes du même ordre se produisent lorsque les jours courts sont appliqués à des plantes qui n'ont pas encore fleuri. Dans ces conditions, avant que le nombre de dents atteigne sa valeur maxima, les dents des feuilles étalées sont incolores. Au moment où la valeur maxima est atteinte, on assiste à un rougissement brusque des pétioles, des plages du limbe qui entourent les nervures et de l'extrémité des dents. Les feuilles suivantes perdent progressivement ce caractère et les dents redeviennent incolores.

En jours normaux, par contre, lorsque les phénomènes qui préparent la floraison apparaissent, les dents, jusque là incolores ou très faiblement colorées, rougissent de plus en plus fort de feuille à feuille. *Elles restent colorées pendant la floraison.*

Un autre caractère de coloration varie avec la longueur du

jour : l'intensité du vert des feuilles. En jours courts, le vert des feuilles est pâle ; il est plus foncé en jours normaux.

Ces différences de couleur correspondent sans doute à des variations du contenu chimique des limbes selon la longueur du jour.

En confrontant les résultats des expériences sur le photopériodisme avec ceux mis en évidence par l'isolement et le bouturage des plants, nous aboutissons à une remarque commune qui nous paraît importante.

En effet, les expériences sur le photopériodisme nous conduisent à constater que les jours courts déterminent des changements dans les aspects colorés des limbes et l'impossibilité de fleurir (sauf dans le cas des plantes ayant atteint l'état sexué en jours longs avant l'application des jours courts). On peut faire observer que nos expériences sur l'isolement et le bouturage des plants, en lumière normale de jours longs, aboutissent à des constatations analogues. Les plants isolés ne fleurissent pas et celles de leurs feuilles qui apparaissent après l'isolement sont anormalement colorées.

L'étape suivante de notre travail doit maintenant consister à examiner quelles pourraient être les relations entre la coloration des limbes et la floraison.

QUATRIÈME PARTIE

OBSERVATIONS MICROCHIMIQUES SUR LE CONTENU DES DENTS DES FEUILLES ET DES CELLULES CHLOROPHYLLIENNES EN RAPPORT AVEC LE DÉVELOPPEMENT DU FRAISIER DES QUATRE-SAISONS

Jusqu'à présent, nous avons décrit les changements morphologiques qui se produisent chez le fraisier des quatre-saisons à fruits rouges en voie de développement normal. Nous avons réussi, dans certaines conditions expérimentales (isolement des hampes et des stolons, application à différents moments de la vie de la plante d'une photopériode de jours courts) à ralentir le déroulement de ces changements. Ainsi, nous avons vu le nombre de dents des feuilles progresser plus ou moins lentement de feuille à feuille, tandis que le développement était plus ou moins freiné.

Or, il s'est avéré que certains aspects colorés, comme la pigmentation chlorophyllienne des limbes et la coloration des dents évoluent en rapport avec nos interventions, selon que ces dernières nuisent ou non à l'apparition des hampes florales.

Nous avons supposé que, chez les plants notamment, le développement des méristèmes est réglé par des substances actives venant des feuilles.

Les couleurs caractéristiques d'un développement retardé révèlent une modification du contenu chimique des limbes qui pourrait coïncider avec la carence des substances actives postulées. Cette circonstance justifie notre espoir de progresser, en étudiant les aspects colorés des limbes, vers la mise en évidence de ces substances.

Nos efforts doivent d'abord tendre à élucider la nature chimique des différences de couleurs qui sont constatées entre les feuilles des plantes dont le développement est normal et les feuilles des plantes dont le développement est ralenti ou arrêté.

CHAPITRE I

LA SUBSTANCE ROUGE DES DENTS DES FEUILLES

Nous avons recherché par des réactions histochimiques la nature de la substance rouge qui colore les dents des feuilles dès le moment où la floraison se prépare.

Le pigment rouge est localisé dans une plage bien définie des dents. Cette plage a une structure assez spéciale : on y trouve des stomates aussi bien à la face supérieure qu'à la face inférieure. La plupart des cellules épidermiques y sont rouges, surtout à la face supérieure ; seules, celles qui entourent l'ouverture des stomates ne sont jamais colorées. Dans les cellules rouges, la coloration semble uniformément répandue.

I. La substance rouge est-elle un caroténoïde ?

Parmi les substances rouges qui peuvent être, chez les plantes, à l'origine de coloration jaune, rougeâtre ou franchement rouge, on trouve les caroténoïdes, soit sous une forme cristalline, soit — c'est le cas le plus courant — en solution dans les enclaves huileuses. Les caroténoïdes ne sont pas solubles dans l'eau distillée, alors qu'on les extrait facilement, sur le vivant, par l'éther, l'éther de pétrole, le sulfure de carbone. A part les xanthophylles, ils ne sont pas solubles dans l'alcool éthylique.

Lorsqu'on plonge un morceau de limbe vivant, bordé de dents, dans de l'alcool éthylique à 94° pendant une douzaine d'heures, les cellules rouges se décolorent. Il en va de même dans de l'eau distillée. Par contre, la zone reste colorée dans l'éther, dans le chloroforme, dans le sulfure de carbone, même après plusieurs jours.

On peut admettre que la décoloration des cellules sur le vivant, lorsqu'on les plonge dans l'alcool éthylique ou dans l'eau distillée, est due au fait que la substance rouge est soluble dans ces solvants. Dès lors, *la coloration rouge des dents a des caractères de solubilité qui permettent d'exclure les caroténoïdes.*

Cette conclusion est confirmée par les résultats de deux réactions caractéristiques des caroténoïdes cristallisés, ou en solution, qui se sont avérées négatives dans la zone rouge des dents.

1. *Action de H_2SO_4 concentré.*

Si on laisse tomber une goutte de H_2OS_4 concentré sur un tissu contenant des cristaux ou des solutions huileuses de caro-

ténoïdes, il se développe immédiatement une coloration bleue sombre. La même opération appliquée aux dents donne plusieurs couleurs (notamment des couleurs brunes rougeâtres) et finalement un brûnissement accompagnant la destruction des tissus.

2. *Action du Bichromate de K ou de l'iodate de K.*

Les oxydants, tel le Bichromate de K, détruisent les caroténoïdes ; il s'en suit une décoloration. Dans la zone rouge des dents, ce réactif oxydant ne produit aucune décoloration. Au contraire, nous obtenons un résultat très net et très constant qui est un brûnissement accentué.

Ce résultat apparaît aussi bien sur le vivant que sur des tissus fixés au formol iodaté.

La coloration brune affecte toutes les cellules précédemment rouges. Au bout de quelques heures, une coloration analogue, mais moins marquée, apparaît dans le reste du limbe.

Le virage au brun en présence du Bichromate de K est connu depuis longtemps (Henle — 1863). C'est la réaction « chromaffine » caractéristique de la médullaire surrénale. Verne a montré en 1923 que cette réaction est obtenue non seulement avec l'adrénaline, mais aussi avec les polyphénols en général, des aminophénols, des polyamines en position ortho ou para. D'après Gérard, Cordier et Lison (1930), elle est due à l'oxydation ménagée de ces substances et à leur transformation en quinones.

Les auteurs précédents montrent également qu'on peut obtenir cette réaction avec l'iodate de K, et Lison (1930) dit qu'elle est tout-à-fait spécifique des polyphénols, ou aminophénols ou polyamines en position ortho ou para.

Nous avons vérifié avec notre matériel que l'iodate donne un brûnissement de la zone rouge des dents. Le brûnissement a un reflet plus métallique qu'avec le bichromate ; et dès lors nous pouvons affirmer que la zone rouge des dents contient des substances caractérisées par des groupements polyphénoliques ou aminés.

II. Nature des groupements polyphénoliques dans la zone rouge des dents.

On connaît dans le cas des diphénols en position ortho (pyrocatéchine — acide protocatéchique) diverses réactions caractéristiques. Une de ces réactions est la coloration verte *donnée* en présence de perchlorure de Fe. Avec les diphénols en méta ou en para (resorcine et hydroquinone) ses réactions sont bleu-vert ou bleu-violet, avec dominance de la coloration bleue.

Nous avons utilisé cette réaction : nous faisons agir une solution de $FeCL_3$ (4 gr. pour 1000 cc H_2O dist.) (1) sur les tissus frais de dents des feuilles et sur les mêmes tissus fixés au formol iodaté.

Dans aucun cas, nous ne constatons de verdissement de la zone des dents. La zone reste rouge.

Toutefois, si nous écrasons le tissu frais entre lame et lamelle et si nous ajoutons ensuite $FeCL_3$ en solution très diluée, nous obtenons un verdissement de la zone. Le verdissement affecte aussi la nervure qui aboutit à l'extrémité de la dent et certaines autres cellules du limbe.

La réaction est relativement faible, mais la couleur verte est nette. Nous confirmons sur ce point l'assertion suivante de Lison : « cette réaction effectuée sur coupe semble ne donner qu'une coloration très faible ; il est probable que ce résultat est dû au fait que la réaction ne se produit bien qu'en solution et n'a pas lieu avec les composés phénoliques insolubles. »

Nous avons analysé histochimiquement, en vue de la mise en évidence de diphénols d'autres cellules que celles des dents des feuilles, par exemple, les cellules rouges que nous avons décrites dans les stipules, ainsi qu'à la base des pétioles des trois premières feuilles de la plante au moment de la croissance de la première racine cotylédonnaire (voir p. 46). Ces régions donnent non seulement la réaction « chromaffine », mais aussi un verdissement très marqué vers le noir, par le perchlorure de fer dilué. (Sironval — 1947).

Chez les végétaux, les tanins pyrocatéchiques et les anthocyanosides réagissent de cette façon au perchlorure de fer,

(1) On conseille généralement une solution dans l'éther sulfurique anhydre Dans nos conditions de travail, ce solvant s'évapore trop rapidement.

parce qu'ils présentent des *radicaux orthophénoliques libres*. Les anthocyanosides sont souvent rouges et les tanins pyrocatéchiques forment parfois dans les cellules des dérivés colorés en rouge, les phlobaphènes. (1)

Braemer a montré (1890) que certaines substances taniques donnent, avec un mélange de 1 gr. de tungstate de soude et de 2 gr. d'acétate de soude dans 100 cc d'eau distillée (acétotungstate de soude de Braemer) un précipité jaune.

En présence de ce réactif, nous constatons que certaines cellules des nervures ou de l'épiderme, voisines de la plage rouge des dents, ou des cellules sous-jacentes, deviennent jaune-clair, parfois jaune-brun, voire franchement brunes.

Mais les cellules rouges verdissent fortement en 1 *h. à* 1 *h.* 1/2 *de séjour dans le réactif* : la coloration finit par devenir vert-sombre. Elle ne peut être attribuée à une interférence de la couleur normalement rouge des cellules avec un précipité jaune de tannoïdes. Une pareille interférence devrait donner un aspect orangé. D'après Braemer, des solutions aqueuses de pyrocatéchol donnent une coloration verte avec l'acetotungstate.

La présence de noyaux diphénoliques ortho dans les constituants de la coloration rouge des dents se trouve par là confirmée, tandis que celle de composés phlobaphéniques (rouges) accompagnant des tanins est exclue. Ainsi donc, la couleur ne peut être due qu'à des anthocyanosides ou peut-être des flavonosides.

Les anthocyanosides sont des glucosides, parfois des mono- parfois di- ou tri-glucosides. Selon l'acidité du milieu, on peut obtenir, d'après Wilstätter, un sel alcalin violet ou une pseudobase incolore. Les flavonosides sont des pigments jaunes ou blancs qui jaunissent sous l'action des alcalis.

Nous faisons agir de l'ammoniaque sur le tissu frais ; la colo-

(1) Ces composés, qu'on trouve normalement dans l'écorce de chêne, mêlés aux tanins, peuvent être obtenus en chauffant une solution concentrée de tanin avec de l'acide sulfurique. La catéchine seule donne d'ailleurs par ébullition avec des acides étendus un produit rouge insoluble dans l'eau (rouge de catéchine)

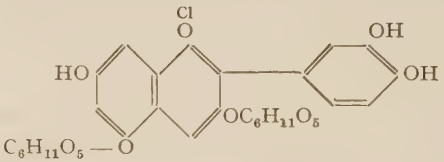
Nous avons obtenu in vitro, en oxydant par une solution d'iodate de K des solutions concentrées de tanins pyrocatéchiques (tanin de l'écorce de chêne) des colorations rouges très nettes.

Les phlobaphènes sont des substances mal connues, solubles dans l'alcool ou dans l'eau, si elle contient des tanins, et qui précipitent avec les tanins en présence du réactif de Braemer.

ration rouge des dents passe au vert-violet foncé immédiatement. La soude caustique, ou la potasse en solution alcoolique donnent une coloration vert franc. Le reste du limbe ne change pas de couleur. La coloration verte disparaît au bout d'un certain temps. On peut la faire disparaître plus rapidement en traitant par des vapeurs de HCl concentré.

Dans ces conditions, on doit admettre que *la pigmentation des dents est due à des anthocyanosides.* Ceux-ci sont souvent solubles dans l'alcool et l'eau, insolubles dans les solvants des graisses. Ces caractères de solubilité s'accordent relativement bien avec les faits.

S'ils contiennent des groupements orthodiphénoliques libres, les anthocyanosides brunissent par oxydation au bichromate et à l'iodate, et verdissent en présence de perchlorure de fer. Les dérivés du cyanidol sont dans ce cas. Certains cyanidosides ont été synthétisés entièrement par ROBINSON. Par exemple, le chlorure de cyanidoside des fleurs de Centaurea Cyanus dont voici la formule :



On se rend aisément compte qu'un tel produit doit répondre à l'ensemble des réactions que nous avons utilisées.

Nous pouvons, dans tous les cas, faire le point en disant que les cellules rouges recèlent des noyaux diphénoliques, en particulier des groupements ortho, appartenant à des molécules d'anthocyanosides.

La présence de ces groupements doit conférer aux cellules rouges un pouvoir réducteur accentué.

MOLL (1884) s'est servi de la réduction d'une solution concentrée d'acétate de cuivre pour démontrer la présence d'acide protocatéchique parmi les tanins. Il obtient un précipité rouge de Cu_2O.

Nous faisons agir à froid une solution saturée d'acétate de cuivre sur les tissus vivants ou fixés au préalable au formol iodaté. En quelques heures, un précipité rouge sombre cuivreux très caractéristique se forme dans la zone rouge des dents. On

peut évidemment obtenir une réduction du même ordre en présence d'autres réducteurs que les orthodiphénols dont l'existence dans les dents ressort des analyses précédentes (par exemple des sucres), mais la rapidité avec laquelle le précipité apparaît d'abord dans la zone rouge des dents, puis plus tard dans le limbe, et la combinaison de cette réaction avec celles que nous avons décrites, permet de la rattacher à la présence de noyaux pyrocatéchiques.

Comme les anthocyanosides donnent avec le sous-acétate de plomb des précipités colorés, nous avons fait agir une solution de sous-acétate de plomb sur du tissu frais. La couleur change à peine, mais l'aspect des cellules devient légèrement granuleux. La permanence de la couleur provient sans doute de ce que certains anthocyanosides donnent avec le sous-acétate de plomb des précipités rouges (par exemple le chlorure de betunoside, dérivé du delphinidol trouvé dans *Beta vulgaris*). Il en va de même de l'action de la vapeur de HCl concentré. La coloration n'est pas affectée par ce traitement.

Le tableau XXVI résume nos observations : *on peut affirmer que la coloration rouge des dents est due à la présence d'anthocyanes ; les réactions indiquent que ces anthocyanes contiennent des groupements diphénoliques fortement réducteurs.*

Des substances taniques paraissent exister dans les cellules qui voisinent avec les cellules rouges, en particulier, autour des faisceaux sous-jacents (précipité jaune au réactif de Braemer). Il n'est pas exclu que les cellules rouges contiennent des tanins, mais en faible quantité.

III. Que contiennent les cellules des dents lorsque celles-ci sont blanches ?

Nous savons que, la zone rouge des dents des feuilles devient blanche dans certains cas où nous retardons ou arrêtons artificiellement le développement. De même, au cours du développement normal, la zone est blanche dans les premiers stades (elle devient rouge par la suite lorsque la floraison se prépare).

Si nous appliquons les réactifs utilisés pour l'étude des dents rouges, aux dents blanches d'une plante munie d'une dizaine de feuilles (30 à 40 dents) ou bien à des dents rendues blanches par nos traitements, nous obtenons les résultats suivants :

a) Les réactions caractéristiques des anthocyanosides sont

Tableau XXVI

Réactifs	La zone des dents est rouge			La zone est incolore	
	Cellules rouges	Réagissent avec	Conclusions	Cellules blanches	Conclusions
1. Bichromate de K Iodate de K	brunissement	radicaux polyphénols. aminophénols polyamine ortho ou para		brunissement	
2. FC 2 Cl 6	verdissement	radicaux orthodiphénols		verdissement	
3. NH 4 OH KOH. NaOH	verdissement	anthocyanosides		pas de coloration	
4. acétotungstate de Na (réactif de braemer)	verdissement	pyrocathechol (r. orthodiphénols)	*anthocyanosides*	précipité jaune clair	*Tanins.*
5. Cu Ac2	précipité rouge sombre	pouvoir réducteur = radicaux diphénols		pas de précipité	
6. Sous acetate de Pb	précipité rouge granuleux	anthocyanosides		rien de visible	
7. Vapeurs de HCl concentré.	statu-quo	?		pas de coloration	

négatives ; en même temps, on voit disparaître le pouvoir de réduire l'acétate de cuivre en oxyde cuivreux.

b) *Trois réactions positives restent positives* : brunissement à l'iodate ou au bichromate, le précipité vert au perchlorure de fer et le précipité jaune au réactif de BRAEMER. Ces réactions se marquent précisément dans les cellules qui deviendront rouges ou auraient dû l'être. Elles indiquent toutes trois la présence de matières taniques.

Il importe de rappeler ici que l'absence des anthocyanosides dans les dents blanches ne correspond pas toujours, *nécessairement*, à un retard ou un arrêt du développement.

Ainsi, lorsqu'on assiste, en jours courts, à *l'arrêt du développement d'une plante* (qui les subit, par exemple, à partir des premières feuilles), on constate, non pas une absence, mais une présence — et *une présence en grande quantité* — des anthocyanosides qui rougissent exagérément les pétioles et les limbes le long des nervures (voir p. 130 par ex.).

Ce phénomène ne s'expliquerait pas si on admettait que les anthocyanosides *favorisent directement* par eux-mêmes, la floraison ; il faut plutôt supposer que ces substances participent à une chaîne réactionnelle en rapport avec la floraison, et qu'une rupture quelconque de cette chaîne provoque leur afflux dans les limbes.

Même la rougeur des dents pendant la floraison normale, peut s'interpréter comme indiquant une sorte de trop-plein, qui disparaît dans certaines conditions de carence (stolons isolés, plante en fleur mise en jours courts).

CONCLUSIONS.

1° On doit conclure que la coloration rouge des dents est due à des anthocyanosides.

2° Ces anthocyanosides sont inexistants lorsque les dents sont blanches ; on trouve à leur place des matières taniques.

La présence ou l'absence des anthocyanosides dans les dents des feuilles paraissent associées aux phénomènes de développement qui se déroulent dans les méristèmes de la plante. Toutefois ces substances ne peuvent constituer, à elles seules, l'élément activant le développement des méristèmes. Elles semblent faire partie d'une chaîne réactionnelle plus complexe.

CHAPITRE II

LA FRACTION INSAPONIFIABLE DES CELLULES CHLOROPHYLLIENNES

Nous constatons que les limbes cultivés en jours courts (p. 145) ou ceux des plants séparés de leur plante-mère (p. 111) restent vert-pâle, même après leur étalement.

La pâleur peut s'interpréter comme le résultat d'une carence en chlorophylle. A cette pâleur, correspond l'arrêt ou le retard du développement et, chez les plantes en fleur, la diminution de l'intensité de la floraison.

* * *

Travaillant sur *Kalanchoe Blossfeldiana*, Bode (1942) montre que, chez cette plante, la teneur en pigments verts est *plus élevée en jours courts qu'en jours longs*. Or, *Kalanchoe Blossfeldiana* fleurit en jours courts, et non en jours longs.

En comparant les observations de cet auteur aux nôtres, on pourrait admettre que, *selon les espèces*, les jours courts sont favorables (*Kalankoe*) ou défavorables (*Fragaria vesca*) à la synthèse normale se chlorophylle et que, *de toute façon, la floraison se produit lorsque les conditions de culture garantissent un certain taux de ce pigment* (en jours courts, pour *Kalanchoe* ; en jours longs, pour le fraisier des quatre-saisons à fruits rouges).

Dès lors, il convient de mettre au point la question de savoir quels sont les rapports entre la teneur en chlorophylle et l'intensité de la photosynthèse dans chaque espèce. Dans le cas de notre fraisier, la non-floraison en jours courts pourrait être en rapport avec une insuffisance en sucre des limbes. On peut remédier à cette insuffisance en procurant un supplément de sucre à divers organes de la plante cultivée en jours courts (cf. notamment les expériences de Melchers et collaborateurs).

Nous n'avons pas expérimenté dans cette voie parce que nous avons été attiré par le problème de la synthèse de chlorophylle

elle-même : nous avons étudié qualitativement les substances qui sont généralement considérées comme accompagnant la synthèse ou la destruction de la chlorophylle dans les chloroplastes.

On sait peu de chose à leur sujet. On suppose, à la suite de LUBIMENKO, que la chlorophylle provient de l'hydrogénation d'une protochlorophylle verte qui a été isolée, en faible quantité, de certaines plantes étiolées ; cette hypothèse est fortement controversée (SEYBOLD — 1948) ; l'origine de la protochlorophylle est obscure et on ne possède aucun moyen qui permettrait de la distinguer de la chlorophylle dans les chloroplastes eux-mêmes.

Les caroténoïdes, toujours présents dans les chloroplastes, participeraient aussi à la synthèse ou résulteraient de la décomposition du pigment vert ; l'une et l'autre de ces fonctions ne s'excluent d'ailleurs pas. GUILLIERMOND (1919) a notamment suivi la disparition de la chlorophylle dans le fruit de la tomate, constatant qu'elle s'accompagne d'une augmentation de la teneur en caroténoïdes. Ces observations ont été confirmées à plusieurs reprises, sur d'autres fruits et dans les limbes.

Par ailleurs, WILLSTÄTTER et STOLL (1911) ont montré qu'un enzyme, la chlorophyllase, est capable d'hydrolyser la chlorophylle, en libérant le phytol du reste de la molécule.

En partant de ce reste, la chlorophyllide, et du phytol, ces auteurs ont pu suivre in vitro, en présence de la chlorophyllase, la synthèse de la chlorophylle. WILLSTÄTTER et HUG (1911) ont également synthétisé, en présence de chlorophyllase et de chlorophyllide en solution alcoolique une ethylchlorophyllide cristallisée. La chlorophyllase agit spécifiquement sur la liaison de la chlorophyllide avec le groupement alcoolique. Elle existe dans toutes les plantes qui ont été étudiées par ces auteurs.

On sait aussi que les chloroplastes contiennent quelques substances dont la molécule recèle du phytol, notamment les vitamines K et E.

Ces diverses substances (chlorophylle, phytol, caroténoïdes, vitamines K et E) sont solubles dans les graisses et dans leurs solvants, et insolubles dans l'eau.

Les caroténoïdes en particulier sont facilement mis en évidence en saponifiant les graisses par la potasse alcoolique. Ils font partie, comme les vitamines K et E, de la fraction insaponifiable des chloroplastes. Cette circonstance nous a incité à examiner entre autre chose l'aspect de cette fraction.

Nous plongeons un morceau de limbe frais dans une solution de potasse caustique à 20 % dans de l'alcool éthylique à 40 %. Nous laissons 48 h. à température ordinaire. Pendant ce temps, l'alcool devient vert-sombre. Nous retirons ensuite le morceau de limbe ; il est brun-jaunâtre. Nous en montons un lambeau entre lame et lamelle et nous observons au microscope.

Par cette méthode, nous avons constaté ce qui suit :

1° Un morceau de limbe est prélevé à la fin de l'après-midi, vers 17 h., en juillet-août, sur une feuille adulte, étalée depuis longtemps, appartenant à une plante en fleur cultivée en jours normaux. Il est traité par la potasse alcoolique, puis examiné. Chaque cellule chlorophyllienne contient quelques (2 ou 3) cristaux bruns rouges, allongés en bâtonnets, accompagnés d'une gouttelette volumineuse de couleur franchement jaune.

Un lambeau de limbe traité de la même façon et prélevé dans les mêmes conditions, sur une plante du même âge, mais qui n'a pas fleuri à la suite du traitement continu par jours courts, montre des cellules chlorophylliennes à cristaux rouge-brun allongés en bâtonnets, *mais dépourvus de gouttelette jaune.*

2° Nous faisons une constatation analogue en nous adressant à des plantes plus jeunes, par exemple, dont la dernière feuille, la 10e, a une trentaine de dents. En jours normaux, on trouve une gouttelette jaune chez les feuilles adultes ; *il n'y en a pas en jours courts.*

3° Le limbe adulte d'une plante en fleur cultivée en jours courts (nous savons qu'elle continue à y fleurir, bien que plus faiblement) montre une gouttelette jaune dans chaque cellule chlorophyllienne après l'action de la potasse alcoolique. La gouttelette est seulement moins volumineuse qu'en jours normaux.

4° Enfin, les cellules chlorophylliennes de la 3e feuille d'un plant en contact avec une plante-mère en fleur contiennent, lorsque la feuille est étalée depuis quelques jours, une goutte jaune volumineuse après le passage dans la potasse ; *mais les cellules chlorophyliennes de la* 3e *feuille d'un plant isolé* (à la 2e ou à la 1re feuille) *en sont totalement dépourvus* : on ne trouve dans ce cas que des cristaux brun-rouge.

* * *

Les cristaux brun-rouge sont très solubles dans l'éther de pétrole, insolubles dans l'eau, pratiquement insolubles dans l'alcool.

Ils se colorent en bleu par le contact avec une goutte d'acide sulfurique concentré. Cette réaction est caractéristique des composés qui contiennent un nombre élevé de doubles liaisons en conjugaison (KUHN et WINTERSTEIN-1928).

L'aspect cristallisé des produits, leur couleur, leur localisation dans les chloroplastes, leurs caractères de solubilité et leur coloration en bleu par l'acide sulfurique concentré, ne laissent pas de doute sur leur nature : les cristaux *sont constitués par des substances caroténoïdiques à longues chaînes.*

Il n'en va pas de même des gouttelettes jaunes. Leurs caractères de solubilité sont analogues à ceux des cristaux. Comme eux, elles sont insolubles dans l'eau ou l'alcool et solubles dans l'éther de pétrole. *Mais elles ne se colorent pas en bleu par l'acide sulfurique concentré : elles restent jaunes.*

* * *

Quoi qu'il en soit, nous voyons que : chaque fois que le développement est normal (jours normaux ; plants en contact) l'insaponifiable des cellules chlorophylliennes contient une grosse gouttelette jaune ; par contre, quand le développement est retardé ou arrêté, l'insaponifiable des cellules chlorophylliennes ne contient pas ce produit.

Si l'intensité de la floraison est plus faible (plantes en fleurs cultivées en jours courts) la gouttelette jaune est moins volumineuse que lorsque la floraison est normale. La présence d'une gouttelette volumineuse correspond toujours à une coloration normale des limbes (vert franc).

Il existe donc une différence qualitative entre le contenu de la fraction insaponifiable des cellules chlorophylliennes, mise en évidence par la potasse alcoolique, chez les plantes dont le développement est normal d'une part, et le contenu de cette fraction chez les plantes dont le développement est arrêté ou retardé, d'autre part.

On peut supposer que cette différence est en rapport avec les caractéristiques du cycle de vie selon qu'il est normal ou au contraire retardé, voire arrêté.

CHAPITRE III

APPLICATION DE LA FRACTION INSAPONIFIABLE

Nous avons mis en évidence les variations que subit, au cours du développement normal et à la suite de divers traitements, le contenu en anthocyanosides d'une plage de cellules épidermiques des dents du limbe. Ces modifications du contenu cellulaire sont liées au développement. Il semble que les anthocyanosides participent à une chaîne de réactions en rapport avec la floraison. La rupture de cette chaîne provoquerait une accumulation de ces produits, que l'on constate d'ailleurs, en jours courts, lorsque le développement est arrêté.

D'autre part, il est vraisemblable que des substances constituant les gouttelettes jaunes de la fraction insaponifiable des cellules chlorophylliennes participent aussi à une chaîne de ce genre. La présence ou l'absence de ces gouttelettes paraît même plus étroitement liée aux modalités du développement que ne l'est celle des anthocyanosides. Nous avons trouvé de grandes quantités d'anthocyanosides dans des conditions dans lesquelles la floraison n'a pas lieu. Mais on ne trouve des gouttelettes jaunes que dans les cas de développement normal.

Nous nous proposons d'appliquer la fraction jaune de l'insaponifiable à des plantes qui ont subi des conditions expérimentales retardant ou arrêtant le développement. Nous voulons savoir si, de la sorte, il sera possible d'en rétablir le déroulement vers la floraison.

Nous expérimentons sur des plants isolés de la plante-mère en fleur, au moment où ils sont munis de deux feuilles (1) ; une part est traitée, l'autre sert de témoin.

(1) On sait que les plants isolés à l'âge de deux feuilles n'arrivent pas à fleurir normalement après l'isolement (voir le IIe Chapitre de la IIe Partie, p. 96 et suiv.). Notre but est de les faire fleurir malgré l'isolement.

I. Premiers essais.

L'application des produits jaunes de l'insaponifiable est tentée de plusieurs façons, au cours de divers essais préliminaires :

Nous broyons d'abord des feuilles de plantes en fleurs cultivées en jours normaux et nous appliquons le broyat brut mélangé à de l'eau en l'étendant sur le limbe des feuilles des plants que nous désirons traiter ; un broyat frais est réalisé et appliqué chaque jour, ou tous les deux jours, ou avec un intervalle plus long, allant jusqu'à 8 jours.

Nous n'observons aucune différence entre traités et témoins.

Nous opérons de même, mais en broyant les feuilles des plantes en fleurs dans de l'huile de ricin pharmaceutique ; l'huile, si elle est appliquée souvent, pénètre lentement dans les limbes des plants traités. Elle n'est pas immédiatement toxique, mais provoque à la longue certains phénomènes particuliers, notamment une disparition de la chlorophylle sur les endroits d'application. On constate en outre que les jeunes feuilles en croissance sont intensément vertes. Finalement, l'application devient toxique ; la plante meurt. Il n'y a pas d'autres différences entre témoins et traités.

Un broyat à l'huile d'olive ne donne pas de résultat meilleur.

Nous appliquons ensuite des lambeaux de limbes provenant de plantes en fleurs, après les avoir saponifiés à la potasse alcoolique puis lavés à l'eau.

Tous ces essais sont négatifs.

Enfin, nous essayons l'insaponifiable extrait et concentré. Nous l'employons d'abord dissout dans de l'huile de ricin.

Cette méthode s'avère toxique.

Nous l'utilisons alors à l'état brut.

II. Obtention de la fraction insaponifiable brute.

Vers 17 h. (en été, mois de juillet, par exemple), nous cueillons une dizaine de belles feuilles sur des plantes en fleurs. Nous hachons en morceaux assez grands, nous plaçons dans un mortier et nous mêlons à du sable préalablement lavé. Nous ajoutons 100 cc d'une solution à 20 % de potasse caustique dans de l'alcool éthylique à 40 %. Nous écrasons les feuilles soigneusement au pilon. Le liquide devient d'emblée brun-vert. Nous laissons 48 heures.

Nous extrayons alors à l'aide de 150 cc d'éther de pétrole. L'éther de pétrole devient jaune. Nous épuisons à l'éther de pétrole. Nous concentrons ensuite en distillant l'éther au bain-marie.

Nous obtenons ainsi un liquide jaune-orange sirupeux. Nous vidons dans un cristallisoir et laissons évaporer le reste d'éther jusqu'au lendemain.

Au microscope, le produit insaponifiable obtenu est une huile jaune contenant des cristaux bruns-rouges de caroténoïdes qui se colorent en bleu par l'acide sulfurique.

Entre nicols croisés, on constate la présence d'un grand nombre d'autres cristaux plus petits, non colorés.

Une goutte de mélange de SCHÜLTZ (anhydride acétique — acide sulfurique) donne une coloration bleue, puis un virage au vert franc. Cette réaction sert à mettre en évidence le cholestérol (LISON-1936). Ici, il s'agirait de phytostérol.

III. APPLICATION DE LA FRACTION INSAPONIFIABLE.

La fraction insaponifiable a été appliquée immédiatement après son extraction *sur le limbe et le pétiole des feuilles étalées* ; le limbe et tout le plant restent bien vivants dans ces conditions. Si on l'applique sur des feuilles *en train de croître*, les parties des limbes où a lieu l'application brunissent et cessent de croître ; les autres poursuivent leur croissance ; il s'ensuit la formation de monstruosités.

Sur vingt plants préparés en vue de cette expérience, sept sont traités (plants 4, 8, 9, 13, 15, 16 et 20 du tableau XXVII ; les feuilles traitées sont soulignées). Les treize autres plants restent comme témoins.

Les témoins se comportent comme les plants de l'expérience rapportée dans la 2e partie, Chapitre II-§ II (voir le tableau XVI, p. 103). Dans trois cas, la tige principale a plus de 10 feuilles. Dans deux cas, elle a 4 feuilles ; dans sept cas, 5 feuilles ; et dans un cas, 6 feuilles (1) (Tableau XXVII). Dans trois cas, il n'y a pas de hampes visibles (plants 10, 12 et 14) ; dans six cas, la hampe avorte sans la moindre croissance (plants 1, 2, 7, 11, 18 et 19).

(1) Ce dernier cas est tout-à-fait exceptionnel ; généralement lorsqu'on isole à la 2me feuille, on observe seulement des tiges principales de 4 et 5 feuilles — voir le Tabl. XVI.

Tableau XXVII

Nombre de dents des diverses feuilles de plants isolés à la 2e feuille. Certains sont traités, d'autres pas.

N° d'O	1e F	2e F	3e F	4e F	5e F	6e F	7e F	8e F	9e F	10e F
1	—	26	40	36	(9)	25	35	35	28	31
2	—	25	36	39	(0)	30	29	25	26	30
3	—	30	46	(4)	12	27	24	25	25	29
4 T	*12*	*28*	*44*	*44*	*51*	*49*	⑯	*37*	*41*	*45*
5	—	30	42	46	(26)	30	37	36	38	37
6	—	36	44	53	49	(0)	31	36	39	40
7	—	31	41	54	(31)	33	28	34	38	32
8 T	—	*30*	*46*	*45*	(13)	*26*	*30*	*36*	*37*	*37*
9 T	—	*31*	*42*	*54*	*51*	*46*	*25*ˆ	*20*ˆ	(27ˆ)	*27*ˆ
10	—	28	38	42	39	38	39	35	37	36
11	—	25	44	43	(0)	30	35	41	37	38
12	—	25	34	37	40	34	30	33	32	35
13 T	—	*30*	—	*48*	*45*	*41*	*49*	(44)	*34*	*35*
14	—	27	44	45	39	28	37	31	33	37
15 T	—	*31*	*42*	*46*	*47*	*47*	㉛	*33*	*40*	*41*
16 T	—	*32*	*43*	*40*	*46*	(27)	*39*	?	*44*	㉙
17	—	23	41	43	(38)	25	30	34	35	34
18	—	32	44	56	(0)	31	32	33	34	33
19	—	29	41	(0)	31	28	35	35	38	36
20 T	—	*34*	*42*	*51*	*45*	㉟	*32*	*39*	*39*	*44*

⑯ = hampe ayant porté une fleur.
(31) = hampe n'ayant pas porté de fleur, bien qu'ayant grandi.
(0) = hampe avortée.
ˆ = la plante paraît malade.
T = plantes traitées.
On a souligné le nombre de dents des feuilles traitées.

Dans quatre cas (plants 3, 5, 7 et 17) l'axe primaire de la hampe grandit et reste court ; le bouton avorte ; le bourgeon axillaire donne des feuilles trifoliées. En aucun cas, nous n'obtenons de fleurs sur les plants témoins.

Les plants traités se comportent autrement :

1) Tous ont fait une hampe. Le plant 16 en a même fait deux[1]. Les sept plants traités portent en tout 8 hampes (soit 1, 14 hampe

[1] Nous n'avons jamais rencontré cette circonstance dans les plants isolés non traités.

par plant), alors que les treize plants témoins en ont 10 (soit 0,76 hampe par plant).

2) Les tiges principales des plants traités ont généralement plus de cinq feuilles. La tige principale du plant 8 est la seule qui ait 5 feuilles. La tige a 6 feuilles dans deux cas : les plants 16 et 20. Dans deux autres cas, elle a 7 feuilles : plants 4 et 15 ; dans un cas, 8 feuilles : plant 13 ; dans un autre cas, 9 feuilles : plant 9.

3) Le nombre de dents des feuilles de la tige principale des plants traités reste élevé, même lorsqu'il y a 7 et 8 feuilles. Chez le plant 13, ou chez les plants 4 et 15 (il faut faire exception pour le plant 9 qui est malade), ce nombre se maintient au delà de 40, jusqu'aux environs de 50 dents.

4) Enfin, la hampe des traités a, dans quatre cas, [ceux des plants 4, 15, 16 (2e hampe) et 20], un axe primaire terminé en *un pédoncule floral dont la fleur s'ouvre normalement* et développe un fruit. La longueur de l'axe primaire est normale : 50 mm. Le bourgeon axillaire avorte, *sauf sur la hampe du plant* 15, *qui fait un axe secondaire portant une feuille réduite et une fleur.* La hampe de ce plant porte donc deux fleurs. Dans le cas des plants 8, 9 et 13, et 16 (1re hampe), la hampe a un axe primaire court et le bouton avorte. Ces résultats sont résumés par le Tableau XXVIII.

Tableau XXVIII

	Nombre de plants					Nombre total des plants par série	Nombre total des fleurs obtenues	Nombre de fleurs par plante
	n'ayant pas de hampes visibles	dont les hampes avortent	dont la hampe grandit, mais dont le bouton floral avorte	dont la hampe grandit et dont le bouton donne une fleur				
				La tige secondaire de la hampe avorte	La tige secondaire de la hampe donne une seule feuille réduite et se termine en un péd. floral			
Série témoin	**3**	**6**	4	0	0	13	0	0
Série traitée	0	0	4	**4**	**1**	7	5	0,7

Conclusions.

Il apparaît que l'application de l'insaponifiable brut sur le limbe des feuilles des plants, tout en retardant l'apparition des hampes, maintient le nombre de dents des feuilles successives au niveau du chiffre 50. La hampe est, dans certains cas, tout à fait normale et porte une fleur.

On peut affirmer que la fraction insaponifiable des limbes de plantes en fleur est capable d'influencer le développement du méristème principal des plants isolés, et bien que les plants soient placés, par l'isolement, dans des conditions qui empêchent la floraison, de faire progresser ce développement jusqu'à la construction d'une fleur normale.

DISCUSSION

Le plan de ce travail était d'étudier d'abord les changements de forme qui marquent le développement du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges (*Fragaria Vesca L. var. semperflorens Duch*), au cours de la phase végétative de vie (photophase de *Lyssenko*), jusqu'à la floraison.

Il s'agissait de rechercher ensuite quelques conditions susceptibles de modifier le développement et d'influencer la floraison. Puis, en comparant l'état des plantes en développement normal, à l'état des plantes en développement anormal, il fallait chercher à progresser vers la mise en évidence, dans les limbes foliaires ou dans les méristèmes, de modifications chimiques en rapport avec le déroulement du développement dans telle ou telle condition ambiante.

Le fraisier est une plante économiquement intéressante de notre culture maraîchère nationale. Malheureusement, il est apparu que les renseignements que l'on possède à son sujet, bien que très abondants, ne concernent guère le point de vue auquel nous nous sommes placés. Nous ne pouvions donc échapper à une observation minutieuse des changements morphologiques qui précèdent, annoncent, puis accompagnent la floraison et expriment enfin l'état sexué.

Cette obligation nous a pris beaucoup de temps, parce que, chez le fraisier, les manifestations morphogénétiques se sont révélées extrêmement complexes. Nous avons pu déceler un certain nombre d'étapes morphologiques précises qui ont servi de repères pour évaluer la progression du développement. Nous sommes arrivés notamment à la constatation que la forme des feuilles successives évolue et que cette évolution est en rapport avec le développement et la floraison. Ainsi, les feuilles sont d'abord monofoliées, puis bifoliées, puis trifoliées et la formule dentaire progresse jusqu'au niveau de 50 dents : ce stade correspond toujours à la « préfloraison ».

Expérimentant l'influence du milieu sur la floraison des plantes, en particulier celle de la température ambiante et de la longueur du jour, beaucoup d'auteurs admettent l'existence d'une hor-

mone de floraison, venant des feuilles et agissant dans les méristèmes, mais on n'a pu l'isoler jusqu'ici.

Nous avons constaté pour notre part que le développement du fraisier des quatre-saisons est normal lorsque le jour est long. Dans ces conditions, la floraison se produit à une étape du développement qui correspond à la présence de feuilles munies d'une formule dentaire définie (50 dents). Si le jour est court, le développement est anormal et la floraison n'a pas lieu. En outre, le développement de certaines parties de la plante, (comme par exemple les plants ou les hampes florales), est ralenti si on les isole du reste, tandis que la floraison est empêchée ou retardée. Ainsi, la floraison apparaît, dans tous les cas, comme l'aboutissement du développement normal, qui progresse vers elle pas à pas, de phase en phase, lorsque les conditions du milieu sont convenables, — et non pas comme une chose en soi, indépendante des étapes antérieures. Ceci appuye les conceptions de LYSSENKO.

Le développement normal et la floraison qui le couronne, dépendent d'un certain fonctionnement des feuilles, exigeant notamment des jours longs. Ce fonctionnement est caractérisé par la présence dans les cellules chlorophylliennes des feuilles adultes, de substances favorisant le développement et la floraison. Nous avons réussi à extraire un complexe substantiel qui s'est avéré actif sur le développement et sur la floraison.

* * *

Quelques-uns de ces résultats doivent être examinés et discutés à part :

Chez les plants isolés de leur plante-mère sexuée, de même que chez les plantes cultivées en jours courts, et qui dans ces conditions ne fleurissent pas, nous constatons que la progression de la formule dentaire des feuilles est modifiée, exprimant un retard dans le développement. (Nous avons discuté ces faits p. 108 et suivantes, et 144 et suivantes). Nous confirmons sur ce point l'opinion de KRENKE (1933) d'après lequel la forme des feuilles peut servir à mesurer l'âge physiologique dans le cas du cotonnier. Mais nous considérons pour notre part que le rapport entre la forme des feuilles et l'âge physiologique de la plante correspond à des phénomènes très précis qui se déroulent dans le méristème.

Nous établissons cette affirmation sur les arguments que voici :

Chez le Fraisier des quatre-saisons à fruits rouges, il y a souvent une différence entre le nombre de dents des folioles gauche et droit des feuilles trifoliées. Chez certaines plantes, cette différence est systématiquement en faveur du foliole gauche ; chez d'autres, constamment en faveur du foliole droit.

On trouve, à cet égard, deux sortes de plantes.

Or, nous aboutissons à une conclusion identique en étudiant la disposition des feuilles les unes par rapport aux autres. Elles dévient, le long de deux hélices, dans un sens constant, soit vers la gauche, soit vers la droite, selon les individus (1).

Ces faits montrent que la dissymétrie foliaire est en rapport avec le sens de la déviation des feuilles le long des hélices ; lorsque la déviation est dextrogyre, le foliole droit est avantagé ; si la déviation est lévogyre, c'est le foliole gauche.

Ainsi, la répartition des dents entre les folioles dépend du fonctionnement du méristème qui ordonne les ébauches. L'augmentation du nombre de dents de feuille à feuille représente un changement progressif dans ce fonctionnement.

Ayant ainsi apporté la preuve que c'est au sein du méristème que se produisent les modifications de la forme des feuilles en rapport avec le développement et que cette forme reflète en quelque sorte l'état du méristème au moment où chaque feuille est initiée, nous avons tenté de pénétrer la nature des facteurs qui interviennent dans le méristème.

Nous exprimons les faits relatifs aux variations du nombre de dents des feuilles en disant qu'au cours du développement, une « tendance foliaire » grandit dans le méristème jusqu'à un certain niveau (les feuilles ont de plus en plus de dents) ; une « tendance florale » apparaît alors, entrant en concurrence avec la « tendance foliaire » : c'est la floraison.

On sait que HARDER montre que chez *Kalanchoe Blossfeldiana* la forme des feuilles, comme le développement, dépend de la longueur du jour. Il suppose l'existence d'une *métaplasine* qui provoque l'épaississement des feuilles de cette plante en jours

(1) On décrit généralement, à la suite de SCHIMPER, la disposition des feuilles comme s'effectuant le long d'une hélice unique. C'est à PLANTEFOL (1946-1947) que revient le mérite d'avoir proposé la théorie des hélices multiples. Chez les dicotylées, il y en a souvent deux. Nous avons discuté ailleurs l'application de la théorie de PLANTEFOL au cas du fraisier (SIRONVAL 1949).

courts ; mais, pour lui, l'épaississement est un phénomène indépendant du développement. Il sépare nettement au moins deux types de substances actives : des agents (métaplasine ou autres), réglant la forme des feuilles, la longueur des entrenœuds ; etc... *sans avoir d'effet sur le développement*, et des agents contrôlant la floraison (hormone de floraison).

Chez le Fraisier, la forme des feuilles apparaît comme un phénomène dont les variations découlent du développement du méristème.

On peut associer, suivant en cela HARDER, la croissance de la « tendance foliaire », en jours normaux, à un apport continu de métaplasine venant des feuilles et dire que la « tendance florale » résulte de l'effet d'une hormone florale venant également des feuilles.

Les faits s'interpréteraient alors comme suit, en partant de l'hypothèse de HARDER :

1° La métaplasine agit sur la forme des feuilles. Elle est synthétisée chez le fraisier des quatre-saisons par les feuilles en jours longs. Elle est la cause de l'augmentation continue du nombre des dents.

2° A un certain *niveau de la forme des feuilles* (50 dents), c'est-à-dire au terme d'une certaine activité de la métaplasine, on constate *l'apparition du stimulus floral.*

3° Le stimulus floral combat l'effet de la métaplasine.

Cette interprétation admet implicitement, en opposition avec les conceptions de Harder, une relation entre la métaplasine et le stimulus floral, puisque le stimulus floral est supposé intervenir après une certaine activité de la métaplasine.

Nous admettrions volontiers pour notre part l'existence d'un stimulus unique parvenant au méristème et indispensable au développement normal en jours longs. Le taux de ce stimulus augmenterait au cours du développement selon une certaine courbe jusqu'à un niveau donné, auquel le méristème de la plante atteindrait un stade de maturité correspondant, selon nous, à l'acquisition de propriétés biochimiques particulières. L'activité du stimulus unique aurait permis la production préalable d'un certain nombre de feuilles d'une certaine forme (chez notre fraisier,

20 à 25 feuilles ; le nombre de dents va de 5 à 50 dents). Au terme de cette activité, le méristème se serait transformé de telle sorte qu'il deviendrait capable de réagir au même stimulus par la floraison.

Dans notre hypothèse, l'état biochimique du méristème, son activité enzymatique par exemple, est aussi essentielle que l'activité de la feuille. Les propriétés du méristème et celles des feuilles (ou celles de deux à la fois, de même que celles du reste de la plante) sont changeantes. *Les changements réagissent les uns sur les autres, en chaînes.* Leur suite constitue le développement.

Nos expériences permettent de préciser quelques propriétés du stimulus favorable au développement.

Par l'isolement des plants de leur plante mère, nous prouvons que le stimulus passe dans les tissus du filet, venant de la plante-mère vers les plants. Nous montrons que le stimulus provient des feuilles de la plante-mère ; qu'il ne passe pas à travers un pont aqueux. Ceci confirme les expériences de Moskov (1937) et Galston (1940) qui constatent que le stimulus floral ne passe pas chez *Soja* à travers un pont aqueux.

Avant la floraison, la synthèse du stimulus est influencée par la longueur de la photopériode. Le stimulus n'est pas synthétisé par les plantes en jours courts. Le développement de ces plantes est lent et il s'arrête. Par contre, lorsque la plante a fleuri, après s'être développée en jours normaux, elle continue à fleurir si on la met en jours courts. Ce résultat confirme celui de Murneeck (1940) sur *Rudbeckia bicolor* dont la floraison, une fois qu'elle est amorcée, ne cesse pas, même en photopériode défavorable.

Cependant, notre fraisier, à l'état sexué, fleurit moins en jours courts ; il fait plus de stolons et les plants de ceux-ci se développent mal. On pourrait admettre que, dans ces conditions, la synthèse du stimulus est moins abondante, ou bien que la plante vit sur ses réserves.

* * *

Nous avons pu déterminer histochimiquement, dans les cellules chlorophylliennes des plantes sexuées, un groupe de substances qui semblent correspondre au stimulus. Ces substances y sont

mises en évidence en quantité notable sous forme de gouttelettes insaponifiables jaunes.

Nous avons extrait ces substances avec l'insaponifiable des feuilles de plantes-mères en fleur. Nous ne les avons pas isolées à l'état pur, mais il semble qu'il s'agit de caroténoïdes, peut-être à courte chaîne.

Nous avons appliqué l'insaponifiable brut sur le limbe et le pétiole des feuilles de plants isolés, dont les témoins ne fleurissent pas. Nous avons obtenu une action favorable à la progression de la formule dentaire, et nous sommes arrivés à aboutir à la formation de hampes florales et de fleurs. Les plants traitées ont vécu parfaitement et ont produit des fruits.

En 1936-1937, CHOUARD a, lui aussi, réussi à provoquer la floraison de Reines-Marguerites grandissant en jours un peu trop courts (8 h. d'éclairement), en appliquant de la déhydrofolliculine. Or, nous avons montré que les phytostérides se trouvent en une certaine quantité dans l'insaponifiable que nous avons extrait et appliqué (p. 164). Ils pourraient provoquer les effets observés ou une partie de ces effets.

Par ailleurs, l'insaponifiable contient vraisemblablement bien d'autres choses encore. Nous ne connaissons même pas la nature chimique de l'huile jaune (du phytol ?). Une huile jaune d'aspect analogue a été isolée de la carotte par M. BOUILLENNE et O. LAZAR (1935).

Quoi qu'il en soit, nos réactions histochimiques permettent de montrer que la synthèse de cette huile jaune dépend, chez les plantes qui ne sont pas en fleur, de la longueur du jour. L'huile jaune n'existe pas dans les cellules chlorophylliennes en jours courts, mais elle existe toujours chez les plantes qui, à partir d'un semis, se développement normalement en jours normaux.

On peut interpréter ces faits comme suit : *l'huile se forme à la lumière, mais elle est transformée si la nuit est trop longue en d'autres substances* (par exemple, des caroténoïdes à longues chaîne ?) *inactives sur la floraison.* Cette interprétation rejoint la théorie de GREGORY relative à la synthèse du stimulus floral par les plantes à jours longs (p. 20).

Toutefois, nous ne trouvons jamais d'huile jaune dans les cellules chlorophylliennes des plantes en jours courts, *même après* 8

heures d'éclairement. Comment se transformerait-elle ensuite en d'autres substances ?

Nous sommes amenés à supposer *qu'elle se forme en jours longs à la lumière, dans les heures d'éclairement qui suivent les* 8 *ou* 10 *premières*. Cette hypothèse est celle de BÜNNING (p. 23). Elle se rapproche de l'hypothèse de HAMNER sur les plantes à jours longs (p. 20).

Nous constatons par ailleurs que, si l'huile jaune n'existe pas en jours courts, dans les cellules chlorophyliennes des plantes qui n'ont jamais fleuri, on en trouve par contre chez les plantes en fleurs cultivées dans ces conditions, bien qu'en quantité assez faible.

Les jours courts n'ont donc pas le même effet sur les feuilles d'une plante en fleur que sur les feuilles d'une plante qui n'a pas encore fleuri. Il est possible que, dans les conditions de jours courts, les premières synthétisent un peu l'huile jaune tandis que les secondes n'y arrivent pas. *Leur arsenal enzymatique serait différent.*

Il y a un autre cas aberrant dans la synthèse de l'huile jaune.

Bien que cultivés en jours normaux, les plants isolés font au début de leur croissance des feuilles d'un vert pâle ; les cellules chlorophyliennes ne contiennent pas d'huile jaune. Parallèlement, le développement est en retard. Il semble que les plants isolés sont carencés de telle sorte qu'ils ne sont plus capables de synthétiser l'huile jaune, dans les conditions normales de lumière. Il est possible que d'autres conditions seraient favorables (jours plus longs ou plus courts ; autres températures, etc...)

Notons enfin, *lorsque l'huile jaune n'est pas synthétisée* (ou est moins synthétisée que dans le cas des plantes en fleurs), *les feuilles sont nettement plus pâles.*

Ce fait, joint à la localisation de l'huile dans les cellules chlorophyliennes fait penser que *l'huile n'est pas totalement étrangère à la chlorophylle elle-même.*

Deux dérivés du phytol, la vitamine K et la vitamine E,ont tous deux été trouvés dans les chloroplastes. Ce sont des huiles jaunes qui font partie de l'insaponifiable. La première de ces substances a été étudiée par DAM (1942) et ses collaborateurs ; il y en a assez bien dans les chloroplastes. La seconde est présente dans les chloroplastes en quantité très faible (GRANICK — 1948).

Nos résultats rejoignent ainsi les recherches de Borthwick, Parker et Hendrichs (1948). Ces auteurs montrent que la chlorophylle joue vraisemblablement un rôle dans le phénomène du photopériodisme.

Reprenant les expériences de Hamner et de Harder et Bode, ces auteurs éclairent au milieu de la nuit avec des lumières de diverses longueurs d'onde. Ils trouvent, aussi bien chez les plantes à jours courts que chez les plantes à jours longs, que la région du spectre qui a le plus d'influence sur la floraison est voisine du maximum d'absorption de la chlorophylle. Le rôle de la molécule de chlorophylle est également entrevu par Withrow et Withrow (1949) dans un article qui nous est parvenu dans le courant de la rédaction. Chez la tomate, la longueur du jour et la température agissent sur la teneur des feuilles en chlorophylle, comme elles agissent sur la floraison.

* * *

Le rôle des anthocyanosides dans les dents des feuilles nous paraît très obscur. Nous avons l'impression qu'une chaîne chimique, à laquelle ces substances participent, se brise lorsque le développement est arrêté par l'application de jours courts. Il est possible qu'au cours du développement normal des méristèmes quelque chose d'analogue se produise, au moment où les derniers éléments foliacés, pétales ou sépales, se forment dans les fleurs ; on comprendrait ainsi l'accumulation de ces substances ou d'autres analogues (anthocyanosides ou flavonosides) dans les organes floraux.

RÉSUMÉ

1. Le développement du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges se présente morphologiquement comme le déroulement d'une succession de stades qui aboutissent à la floraison.

2. L'évolution de la forme des feuilles est particulièrement constante chez tous les individus et peut servir de mesure pour évaluer l'avancement de leur développement.

3. Cette évolution est étroitement liée au fonctionnement du méristème qui dispose les ébauches le long des deux hélices parallèles. Chez certaines plantes, les hélices sont dextrogyres, chez d'autres, lévogyres.

4. Lorsque la formule dentaire des limbes se rapproche de 50 dents, le méristème s'apprête à fleurir.

5. Le passage à l'état sexué est annoncé par la formation de tiges secondaires dressées, et la coloration en rouge d'une plage définie des dents qui découpent les limbes.

6. A l'état sexué, la disposition des feuilles par le méristème le long de la tige, est difficilement repérable et certains entre-nœuds s'allongent considérablement constituant ainsi des « hampes florales » qui portent les fleurs.

7. Chaque tige se termine par une fleur ; le méristème participe en entier à la formation de cette fleur.

8. La forme des hampes florales varie avec les saisons et avec le développement de la plante. Les variations de la forme des hampes nous suggèrent l'existence de deux tendances : une tendance plus ou moins forte à la floraison (tendance « florale ») et une tendance inverse à la foliaison (tendance « foliaire »). Ces tendances s'expriment dans les méristèmes selon qu'ils forment des fleurs — ou au contraire, des feuilles normales et trifoliées.

9. Nous sommes à même d'agir sur les méristèmes afin d'empêcher ou de retarder leur floraison et, d'une façon générale, leur développement, soit en isolant certaines parties des plantes (plants ou hampes florales), soit en soumettant les plantes à des jours courts. Nous constatons que le retard de la floraison s'accompagne toujours d'une modification dans la progression du nombre de dents des feuilles.

10. Il apparaît que la floraison des plants que l'on isole de leur plante-mère en fleur, avorte ou est fortement retardée ; mais que, si l'isolement est réalisé de façon qu'une seule feuille adulte de la plante-mère sexuée reste en contact avec le plant, celui-ci fleurit normalement, avec un léger retard.

11. Nous postulons l'existence d'agents actifs sur la floraison venant des feuilles vers les plants et favorisant le développement et la floraison de ces derniers.

12. Ces agents ne paraissent pas capables de franchir un film d'eau ou d'huile.

13. Chaque fois que le développement d'un plant, ou même d'une plante entière, est retardé par notre action, nous observons que les limbes qui grandissent après notre intervention, sont verts pâles et il y a des anomalies dans la couleur rouge d'une plage des dents de ces limbes.

14. Ces circonstances nous ont amené à étudier histochimiquement le contenu des cellules chlorophylliennes et de la plage rouge des dents. Dans les cellules chlorophylliennes nous constatons que la fraction insaponifiable contient une grosse gouttelette jaune lorsque le développement est normal, mais que cette gouttelette est absente lorsque le développement est anormal (plants isolés, plantes en jours courts).

15. Nous avons extrait la fraction insaponifiable brute du limbe des feuilles de plantes-mères en fleur et nous l'avons appliquée sur le limbe des feuilles de plants isolés provoquant ainsi dans certains cas une floraison normale de ces plants, bien que les seules conditions de l'isolement nuiraient, par elles-mêmes, fortement au développement des plantes et empêcheraient leur floraison.

Université de Liège.
Laboratoire de Physiologie Végétale
et Centre des Hormones Végétales
(I. R. S. I. A.).

INDEX DES AUTEURS CITÉS

(Le titre des références d'ordre biochimique n'est pas indiqué).

1*a*. O. Bode, Uber Zusammenhänge zwischen CO_2. Assimilation und Photoperidismus bei Kalanchoe Blossfeldiana. — *Planta*, **33**, 278-289, 1942.

1*b*. R. Bouillenne, Les racines échasses de Iriartea exorrhyza Mart. (Palmiers) et de Pandanus Div. sp. (Pandanacées). *Mém. Acad. Roy. Belg.*, Classe des Sciences, t. VIII, fasc. 5, 1927.

2. R. Bouillenne et F. Demaret, Échanges respiratoires en fonction de l'hydratation des tubercules mâles et femelles de Bryonia dioica L. au cours du cycle végétatif. *Extrait des Annales de Physiologie*, **11**, n° 5, 1935.

3. R. Bouillenne, P. G. Kronacker et J. de Roubaix, Étapes morphologiques et chimiques dans le cycle végétatif de la betterave sucrière, *Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave*, n° 3, 87-162, 1940.

4. M. Bouillenne et O. Lazar, Extraction du carotène de Daucus Carota L. *Bull. Soc. Roy. Sc. Lg.* **2**, 1-8, 1935.

5. H. A. Borthwich, H. W. Parker et S. B. Hendricks, Wave length dependence and the nature of photoperiodism, dans *Vernalisation and photoperiodism*, p. 71-78, publié par *The Chronica Botanica C°*, Waltham (Mass.), U.S.A., 1948.

6. — Action spectrum for photoperiodic control of floral initiation of a long-day plant, Wintex Barley (Hordeum vulgare). *Botanical Gazette*, **110**, 103-118, 1948.

7. H. A. Borthwick et M. W. Parker, Photoperiodic perception in Biloxi Soybeans, *Botanical Gazette*, **100**, 374-387, 1938.

8. — Floral initiation in Biloxi Soybeans as influenced by age and position of leaf receiving photoperiodic treatment. *Botanical Gazette*, **101**, 806-817, 1940.

9. Braemer, Thèse de doctorat. *Université de Lyon*, 1890.

10. E. Bünning, Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrythmik bei den Pflanzen. *Natürwiss*, **33**, 271-274, 1946.

11. — Die allgemeinen Grundlagen der photoperiodischen Empfindlichkeit. *Flora*, **38**, 93-112, 1944.

12. — Die endonome Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 54, 590-607, 1936.

13. M. H. Cailahjan, On the mecanism of photoperiodic reaction, *Compte rendu. Acad. sci. U.R.S.S.*, 10, 89-93, 1936.

14. — Motion of blossom hormone in girdled and grafted plants. *Compte rendu. Acad. Sci. U. R. S. S.*, **18**, 607-612, 1938.

15. — Hormonal theory of plant development. Moscou, 1937.

16. P. Chouard, Une synthèse nouvelle des causes de la floraison et des théories du photoperiodisme. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences*, **216**, 591-593, 1943.

17. H. Claes, Dissertation, cité par E. Bünning dans son article : Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrythmick bei der Pflanzen. *Natürw.* **33**, 271-274, 1946.

18. H. Dam., *Advances in Enzymology*, **2**, 1942.

19. De Lambertye, Le Fraisier, sa botanique, son histoire, sa culture, Paris, 1863.

20. A. W. Galston, Transmission of the floral stimulus in Soybean. *Botanical Gazette*, **110**, 495-501, 1949.

21. W. W. Garner et H. A. Allard, Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *Journ. Agr. Res.*, **18**, 555-606, 1920.

22. — Localization of the response in plants to relative length of day and night. *Journ. Agr. Res.*, **31**, 555-566, 1925.

23. — Effect of the relative length of day and nigth on flowering and fruiting of plants. *Smithsonian Report*, 570-588, 1920.

24. P. Gérard, R. Cordier et L. Lison, *Bull. Hist.*, **7**, 1930.

25. — *Biol.*, **105**, 1930.

26. S. Granick, dans : *Photosynthesis in Plants ; The Iowa State College Press*, 1940.

27. F. G. Gregory, The control of flowering in Plants, dans : *Growth in relation to differentiation and morphogenesis.* Cambridge : *at the University Press*, 1948.

28. F. G. Gregory et O. N. Purvis, The vernalisation of excised mature embryos and of developing ears. *Annals of Bot. N. S.*, 2, 237-251, 1938.

29. — The use of anaerobic conditions in the analysis of the vernalising effet of low temperature during germination. *Annals of Bot. N. S.*, 2, 753-764, 1938.

30. A. Guillermond, *Revue générale de Botanique*, **31**, 1919.

31. R. Harder, Vegetative and reproductive development of Kalanchoe blossfeldiana influenced by photoperiodism, dans : *Growth in relation to differenciation and morphogenesis.* Cambridge : *at the University Press*, 1948.

32. R. Harder et E. Gall, Über die Trennung der Blühhormon- und Metaplasinwirkung bei Kalanchoe blossfeldiana durch Narkose. *Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math. Phys. Kl.*, 54-59, 1945.

33. R. Harder et H. von Witsch, Über die Einwirkung von Kurztags blättern auf im Langtag befindliche Blätter und Stengelteile der Gleichen Pflanze. *Planta*, **31**, 523-558, 1940.

34. — Weitere Untersuchungen über die Veränderung der photoperiodischen Reaktion von Kalankoe blossfeldiana mit zunehmendem Alter der Pflanzen. *Planta*, **32**, 547-557, 1942.

35. R. Harder et O. Bode, Über die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die Verlaubung und die Blattsukkulenz bei der Kurztagpflanze Kalanchoe blossfeldiana. *Planta*, **33**, 469-504, 1943.

36. R. Harder et B. Springorum, Beobachtungen über Metaplasin und Blühhormonwirkungen bei Rudbeckia. *Bio. Zbl.*, **66**, 145-165, 1947.

37. R. Harder, O. Bode et H. von Witsch, Über Wechselbeziehungen zwischen Blütenbilding, Brakteenverlaubung und Sukkulenz der Laubblätter bei Kalanchoe Blossfeldiana. *Flora, N. F.*, **36**, 85-100, 1942.

38. K. C. Hamner et D. Bonner, Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. *Botanical Gazette*, **100**, 388-431, 1938.

39. K. C. Hamner, Hormones and photoperiodism. *Cold Spring. Harb. Symp. Quant. Biol.*, **10**, 49-59, 1942.

40. — Hormones in relation to vernalisation and photoperiodism, dans : *Venalisation and Photoperiodism*, p. 63-70, publié par *the Chronica Botanica C°*, Waltham (Mass) U. S. A., 1948.

41. — Factors governing the induction and development of reproductive structures in plants, dans : *Growth in relation to differentiation and Morphogenesis*. Cambridge : *at the University Press*, p. 104-116, 1948.

42. J. Hanstein, Über den Zweckbegriff in der organischen Natur. *Bonn*, 1880.

43. J. Henle, *Z. Rat. Med.*, 1863.

44. R. Kuhn et A. Winterstein, *Helv. Chim. Acta*, **11**, 1928.

45. G. Klebs, Uber die Blütenbildung von Sempervivum. *Flora*. **111**, 128-151, 1918.

46. J. E. Knott, Effect of localised photoperiod on spinach. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **31**, 152-154, 1934.

47. J. Kuyper et. L. K. Wiersum, Occurence and transport of a substance causing flowering in the Soybean. *Proc. Acad. Sci.* Amsterdam, **39**, 114-142, 1936.

48. N. P. Krenke, A morphogenetical analysis of the cotton tree

(Gossypium L.) ; the variability of the leaves. *Sammelwerk der Abteilung für Phytomorphogenese des Timiviaseff- Instituts für Biologie*, Moscou, 1933.

49*a*. F. Laibach, Zur Blütenbildung bei Lang- und Kurztagpflanzen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **62**, 27-32, 1949.

49*b*. A. Lang et G. Melchers, Die photoperiodische Reaktion von Hyoscyamus niger. *Planta*, **33**, 653-703, 1943.

50. Le Lieur, La Pomone Française, Paris, 1842.

51. L. Lison, Histochimie animale, Paris, 1936.

52. W. F. Loehwing, Locus and Physiology of photoperiodic perception in Plant. *Proceedings of he soc. Exp. Biol. and Med.* **37**, 631-634, 1938.

53. V. Lubimenko et Monteverde, *Bull. Acad. Imp. Sc. St-Pétersbourg*, **6**, 1911.

54. T. Lyssenko, Fundamental results of research on Vernalisation of agricultural plants. *Bull. Yarov*, **4**, 1-57, 1932.

55. — Physiology of plant development. *Semenovadstro*, 2, 20-31, 1934.

56. G. Melchers et H. Claes, Auslösung von Blütenbildung bei der Langtagpflanze Hyoscyamus niger in Kurztagsbedingungen durch Hemmung der Atmung in den Dunkelphasen. *Naturwiss.*, **31**, 249, 1943.

57. G. Melchers et A. Lang, Weitere Untersuchungen zur Frage der Blühhormone. *Biol. Zentrbl.*, **61**, 16-39, 1941.

58. B. S. Moskov, Floraison de plantes à jours courts dans un éclairage continu par l'utilisation d'une greffe. *Bull. Appl. Bot., Gen. and Plant Breed.* Sér. A. supplément nº **21**, 145-156, 1937.

59. — Rôle des feuilles dans la réaction photopériodique des plantes. *Bull. Appl. Bot. Genet. and Plant Breed.*, **17**, 25-30, 1936.

60. — Sur les photopériodes critiques et optimales. *Soviet. Bot.*, 4, 32-42, 1940.

61. A. E. Murneek, Length of day and temperature effects in Rudbeckia. *Bot. Gaz.*, **102**, 269-279, 1940.

62. — History of research in photoperiodism, dans : *Vernalisation and photoperiodism* publié par « *The Chronica Botanica Cº* », Waltham (Mass.) U. S. A., p. 39-61, 1948.

63. R. W. Parker, S. B. Hendricks, H. A. Borthwick et N. J. Scully, Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of short-day plants. *Botanical Gazette*, **108**, 1-26, 1946.

64. L. Plantefol, Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. *Ann. Sc. Nat.*, VII, 152-229, 1946, et VIII, 1-71, 1947.

65. — L'ontogénie de la fleur. *Ann. Sc. Nat.*, IX, 33-186, 1948.

66. O. N. Purvis, An analysis of the influence of temperature during germination on the subsequent development of certain winter

cereals, and its relation to the effect of length of day. *Ann. Bot.*, **48**, 919-955, 1934.

67. O. N. Purvis et F. G. Gregory, A comparative study of vernalisation of winter Rye by low temperature and by short days. *Ann. Bot.*, **1**, 569-591, 1937.

68. V. I. Rasumov, Über die lokalisierung der photoperiodischen Reizwirkung. *Plant*, **23**, 384-414, 1935.

69. R. Robinson, *Endeavour*, **1**, 1942.

70. J. Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane, 1882.

71. — Uber die Wirkung von ultravioleten Strahlen auf die Blütenbildung. *Arbeit. Bot. Inst. Würzbürg*, **14**, 372-388, 1886.

72. A. Seybold, *Planta*, **36**, 371-388, 1948.

73. C. Sironval, Les radicaux orthodiphénoliques en tant que constituants d'hormones réglant la néoformation des racines chez le fraisier des quatre-saisons. *Lejeunia*, **11**, 45-54, 1947.

74. — Notes sur les rapports entre la forme des feuilles et le développement du Fraisier des quatre-saisons à fruit rouge. *Acad. Roy. Belg. Classe Sc.*, **35**, 614-624, 1949.

75. — Observations sur la structure et le fonctionnement du méristème en rapport avec le développement chez Fragaria vesca L. varsemperflorens. Duch. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **82**, 9-26, 1949.

75bis. J. Tournois, Influence de la lumière sur la floraison du houblon japonais et du chanvre. *C. R. Acad. Sc.* **155**, 297-300, 1912.

76. G. Troupin, Action de la lumière et de la température sur la croissance et la sexualité des mâles et des femelles de Mercurialis annu. L. *Growth*, **4**, 343-359, 1946.

77. M. et D. Vercier, Le Fraisier, Paris, 1933.

78. J. Verne, *Soc. Chim. Biol.*, **5**, 1923.

79. F. W. Went, Thermoperiodicity, dans : *Vernalisation and Photoperiodism* publié par « *the Chronima Botanica C°* » Waltham (Mass.) U. S. A., p. 145-157, 1948.

80. R. Willstätter et A. Stoll. *Lieb. Ann.*, **18**, 378, 1911.

81. — Unterzuchungen über Chlorophyll. Berlin, 1913.

82. R. Willstatter et Hug, *Lieb. Ann.*, **380**, 210, 1911.

83. A. P. Withrow et R. B. Withrow, Translocation of the flowering stimulus in Xanthium. *Botanical Gazette*, **104**, 409-416, 1943.

94. — Photoperiodic chlorosis in tomato. *Plant Phys.*, **34**, 4, 657-663, 1949.

TABLE DES MATIÈRES

Introduction 3
Le problème de la maturation sexuelle chez les plantes supérieures 6
Obtention du matériel 32

PREMIÈRE PARTIE

L'évolution morphologique au cours du développement du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges 37
Chapitre I. La plantule 39
Chapitre II. La plante de moins de 20 feuilles 47
Chapitre III. La plante de plus de 20 feuilles 68
Conclusions de la première partie 83

DEUXIÈME PARTIE

Expériences sur la culture séparée de diverses parties de plantes sexuées chez le fraisier des quatre-saisons à fruits rouges 87
Chapitre I. Expériences sur l'isolement, le bouturage et le marcottage des hampes florales 89
Chapitre II. Expérience sur l'isolement des plants et leur bouturage à différentes étapes de leur développement .. 96
Chapitre III. Observations sur la couleur des limbes des feuilles des plants isolés 110
Chapitre IV. Expériences en vue de localiser l'origine des substances éventuellement impliquées dans la floraison des plants 112
Chapitre V. Tentatives en vue de faire passer les substances actives à travers un liquide 116
Conclusions de la deuxième partie 117

TROISIÈME PARTIE

Expériences sur l'action de diverses photopériodes sur le développement du fraisier des quatre-saisons 119

Chapitre I. Application de jours courts à partir du semis 122
Chapitre II. Application de jours courts après l'étalement de la première feuille 125
Chapitre III. Application de jours courts après la croissance de la troisième feuille 132
Chapitre IV. Application de jours courts sur une plante munie de 17 feuilles 135
Chapitre V. Application de jours courts à une plante adulte en fleur 140
Conclusion de la troisième partie 144

QUATRIÈME PARTIE

Observations microchimiques sur le contenu des dents des feuilles et des cellules chlorophyliennes en rapport avec le développement du fraisier des quatre-saisons 147
Chapitre I. La substance rouge des dents des feuilles .. 149
Chapitre II. La fraction insaponifiable des cellules chlorophyliennes 158
Chapitre III. Application de la fraction insaponifiable .. 162
Discussion 168
Résumé 175
Index des auteurs cités 178
Table des matières 183

ÉDITIONS J. DUCULOT, S. A., GEMBLOUX. (*Imprimé en Belgique*)

Extrait du *Bulletin de l'Académie royale de Belgique* (Classe des Sciences)
Séance du 14 octobre 1950

BIOLOGIE

Relation entre la nature de l'insaponifiable des limbes et la floraison chez *Fragaria Vesca* L. var. *semperflorens* Duch.

par C. SIRONVAL (*)

On sait que l'hypothèse de l'existence de « substances formatrices de fleurs », d'hormones de sexualisation, fut d'abord émise par SACHS qui la proposa à diverses reprises à partir de 1860.

Elle a subi des fortunes diverses pour se confirmer de plus en plus à la suite des expériences de CAJLAHJAN (1936-1938), HAMNER et BONNER (1938), etc. Ces expériences reposent elles-mêmes sur la découverte par GARNER et ALLARD (1920), de l'influence de la durée du jour sur la floraison (photo-périodicité). Diverses théories, notamment de GREGORY (1948), de HAMNER (1948), de HARDER et BODE (1943), et de BUNNING (1937 et 1946), sont actuellement proposées pour interpréter les multiples faits amoncelés et expliquer le mécanisme par lequel une feuille placée dans des conditions de photopériode convenable synthétise en somme un ou plusieurs produits favorables à la floraison. Mais jusqu'ici, on n'a pu isoler ces produits.

Cet article expose quelques observations décrites en partie dans un mémoire (1) en voie de publication, mais que nous avons approfondies et complétées au cours de l'été 1950.

Le point de départ de ces observations est la constatation que chez le Fraisier des quatre-saisons à fruits rouges, la nature de la fraction insaponifiable des limbes est fort différente selon que les plantes sont cultivées en jours courts ou en jours longs.

Les différences sont mises en évidence par saponification à la soude alcoolique. Nous procédons comme suit : nous pré-

(*) Présenté par M. le Prof. R. BOUILLENNE.

(1) C. SIRONVAL : *Recherches organographiques et physiologiques sur le développement du fraisier des quatre-saisons à fruits rouges.* En publication.

levons un lambeau de limbe sur une feuille d'un ordre déterminé (par ex. la 8me feuille d'une plante de semis), ayant un âge donné et appartenant soit à une plante cultivée en jours courts (8 h.), soit à une plante cultivée en jours longs (15 h.). Dans les deux séries, le prélèvement a lieu à la même heure (par ex. vers onze heures du matin). Le lambeau mesure 1 cm² environ. Il est introduit immédiatement dans un godet en porcelaine, contenant 10 cc. d'une solution fraîche de soude caustique à 20 % dans de l'alcool à 40 % bon goût. Le godet est couvert d'un couvercle en porcelaine, spécialement adapté. Nous laissons ainsi pendant 48 h. Après ce laps de temps, nous enlevons le lambeau et nous le lavons pendant 1/4 d'heure avec de l'alcool à 40 % bon goût. Nous le passons ensuite dans de la glycérine pure ou étendue d'eau, pendant 1/4 d'heure. Nous montons enfin dans de la glycérine gélatinée.

La préparation ainsi obtenue est stable et permet de voir, à travers l'épiderme transparent recouvrant la face supérieure du limbe, le parenchyme en palissade sous-jacent, dans les cellules duquel la fraction insaponifiable est abondamment localisée.

Si la plante est cultivée en jours longs (15 h.), l'aspect de cette fraction varie avec l'âge des feuilles à partir desquelles le prélèvement est effectué. Lorsque le lambeau est prélevé sur une jeune feuille, qui commence à s'étaler, les cellules du parenchyme contiennent, après saponification, des cristaux bruns-rouges (fig. 1). Par contre, lorsque le lambeau est prélevé sur une feuille âgée, étalée depuis longtemps, les mêmes cellules montrent après saponification, de grosses gouttelettes de couleur jaune (fig. 2 et 3). Ce phénomène s'observe sur chaque feuille successive. Il est caractéristique des Fraisiers cultivés en jours longs (15 h.), dont le développement est normal, aboutissant à la floraison.

Il ne s'observe pas chez les fraisiers cultivés en jours courts (8 h.) dont le développement est anormal et qui ne fleurissent pas.

Dans ces conditions, la saponification d'un lambeau de limbe révèle, si la feuille est jeune, la présence de cristaux bruns-rouges dans le parenchyme, comme c'est le cas en jours longs (fig. 4). Mais l'aspect du contenu cellulaire se modifie très lentement et à peine avec l'âge : même lorsque la feuille est très vieille, la

saponification montre rarement de petites gouttelettes jaunes ; les cristaux bruns-rouges restent dominants (fig. 5 et 6).

Ces phénomènes sont si nets et si constants qu'en saponifiant un échantillon de limbe provenant d'une feuille âgée qui subit des conditions de durée de jours inconnues, il est facile de décider si la plante est cultivée en jours longs (15 h.) et s'apprête à fleurir (grosses gouttelettes jaunes) — ou si elle est cultivée en jours courts et se refuse à faire des fleurs (peu de gouttelettes jaunes très petites, cristaux bruns-rouges dominants).

La relation entre la présence de gouttelettes jaunes dans la fraction insaponifiable des feuilles adultes, en jours longs, et la floraison de la plante est évidente au point qu'on peut valablement supposer que cette présence est favorable à la floraison, tandis que l'absence des gouttelettes, en jours courts, est défavorable.

* * *

Partant de cette hypothèse, nous avons réalisé un extrait de la fraction insaponifiable à partir de feuilles adultes, appartenant à des fraisiers en fleurs, cultivés en jours longs, et qui montrent au microscope, après saponification, un parenchyme très riche en grosses gouttelettes jaunes ; l'extrait est une huile jaune très complexe à l'aide de laquelle nous avons cherché à exciter la floraison [1].

Notre test est constitué par les plants qui se forment le long des stolons des plantes-mères en fleurs. Nous avons montré (10) que, en contact avec leur plante-mère, ces plants fleurissent très rapidement, tandis que, si on les isole à l'état jeune en rompant le filet qui les relie à la plante-mère, la floraison n'a pas lieu ; sans doute, dans ce dernier cas, les hampes florales, à l'état d'ébauche au moment de la rupture, croissent-elles parfois, tant bien que mal, mais leur aspect, très caractéristique, indique un avortement de la floraison ; par ailleurs, on constate chez les plants isolés une absence totale de gouttelettes jaunes dans la fraction insaponifiable du parenchyme des limbes alors que ces

[1] Voir la méthode qui permet d'obtenir l'extrait actif dans le mémoire en publication cité plus haut.

gouttelettes existent très nombreuses chez les plants en contact.

Nous utilisons donc ces plants isolés de leur plante-mère, qui ne fleurissent pas, dont l'insaponifiable ne présente pas de gouttelettes jaunes, et nous faisons deux séries : la 1re série est traitée par l'extrait insaponifiable des feuilles adultes de plantes en fleurs; la 2me série n'est pas traitée (témoins). Les plants des deux séries sont isolés, à partir des mêmes plantes mères, en même temps, le 21 juillet ; ils sont de vigueur identique, de même âge. Le traitement de la 1re série a lieu le 26 juillet ; nous appliquons l'extrait à l'aide de notre doigt, sur les deux faces du limbe(1) et sur le pétiole des deux premières feuilles des plants.

Les plants traités restent aussi sains que les témoins, mais on ne tarde pas à se rendre compte qu'ils diffèrent en ce qui concerne la floraison : le 4 août, sur 18 plants de série traitée, six fleurissent ou portent une hampe dont le premier bouton floral se développe normalement ; tandis qu'à la même date, les 20 plants de la série témoins ne présentent pas une seule floraison (4 hampes florales grandissent, mais leur floraison avorte).

La fig. 8 montre 3 plants de la série traitée qui fleurissent ou vont fleurir ; la fig. 7, trois plants de la série témoin portant des hampes florales dont la floraison avorte. Nous indiquons en F (fig. 8), les fleurs et les boutons en train de s'ouvrir (série traitée) ; en B (fig. 7), les boutons avortés (série témoin). Le chiffre 1 (fig. 7 et 8) marque la feuille trifoliée qui s'insère toujours le le long des hampes florales ; le chiffre 2 (fig. 7) signale la première des feuilles successives que le bourgeon, installé à l'aisselle de la feuille 1, forme généralement chez les témoins lorsque la floraison avorte.

* * *

Ces faits indiquent que la fraction insaponifiable brute extraite des feuilles adultes de plantes en fleurs cultivées en jours longs est, chez le Fraisier des quatre saisons à fruits rouges, favorable à la floraison des plants isolés. On est ainsi amené à chercher

(1) Il est indispensable d'appliquer sur des feuilles bien étalées, et non sur les feuilles en train de croître, si on veut éviter leur destruction.

Plante cultivée en :

Jours de 15 h. | Jours de 8 h.

La feuille commence à s'étaler.

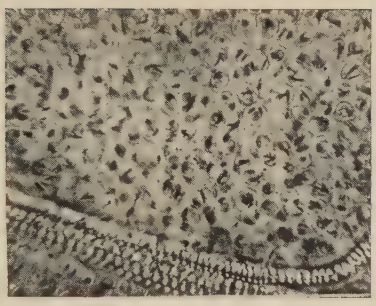


Fig. 1.

Fig. 4.

15 jours plus tard.

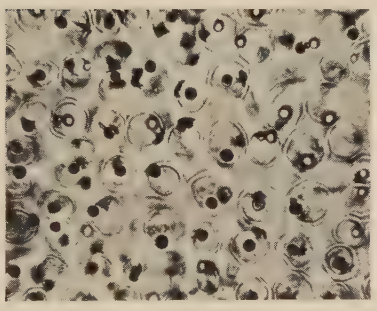


Fig. 2.

Fig. 5.

21 jours plus tard.

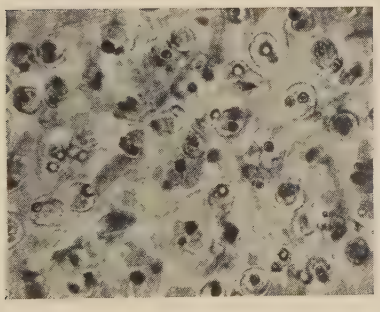


Fig. 3.
Floraison

Fig. 6.
Pas de floraison

Fig. 1 à 6. — Aspect du parenchyme de la 5e feuille de 2 plantes, l'une cultivée en 15 h., l'autre en 8 h., après saponification à la potasse alcoolique selon notre procédé. Les figures correspondent à diverses étapes de la croissance de la feuille.

FIG. 7 : trois plantes témoins ; pas de floraison.
(photo : R. SAUVEUR)

FIG. 8 : trois plantes traitées ; floraison.
(photo : R. SAUVEUR)

dans la fraction insaponifiable l'hormone de sexualisation postulée ou le complexe hormonal qui lui tient lieu.

L'expérimentation ultérieure dira si, comme nous le pensons, la fraction insaponifiable extraite de feuilles adultes en jours courts, qui ne montrent pas de gouttelettes jaunes dans le parenchyme, après saponification, est dépourvue de substances de ce genre.

Laboratoire de Physiologie végétale,
Institut de Botanique et I.R.S.I.A.
Liège.

BIBLIOGRAPHIE

1. E. Bünning. — Die endonome Tagesrythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. *Ber. Deutsch. Bot. Ges., 54* : 590, 1937.
2. E. Bünning. — Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrythmik bei den Pflanzen. *Naturwiss., 33* : 271-274, 1946.
3. M. H. Cajlahjan. — *Compte-Rendu. Acad. Sci. U.R.S.S. 10,* 89-93, 1936.
4. M. H. Cajlahjan. — *Compte-Rendu. Acad. Sci. U.R.S.S. 18,* 607-612, 1938.
5. W. W. Garner et H. W. Allard. — Effect of relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. *Journ. Agric. Res. 18,* 555-606, 1920.
6. F. C. Gregory. — The control of flowering in plants, dans « Growth in relation to differentiation and morphogenesis ». *Cambridge* : *at the University Press,* 1948.
7. K. C. Hamner et D. Bonner. — Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. *Bot. Gaz. 100,* 388-431, 1938.
8. K. C. Hamner. — Factors governing the induction and development of reproductive structures in plants, dans « Growth in relation to differentiation and morphogenesis ». *Cambridge* : *at the University Press.,* 104-106, 1948.
9. R. Harder et O. Bode. — Uber die Wirkung von Zwischenbelichtungen während der Dunkelperiode auf das Blühen, die verlaubung und die Blattsukkulenz bei der Kurztagpflanze Kalanchoe Blossfeldiana. *Planta., 33* ; 469-504 ; 1943.
10. C. Sironval. — Expériences sur l'isolement et la floraison des plants de Fragaria Vesca L. var. Semperflorens Duch. *Lejeunia., 12* : 29-37 ; 1948.

OVERDRUK UIT MEDEDELINGEN VAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL EN DE OPZOEKINGSSTATIONS VAN DE STAAT TE GENT. 1950. DEEL XV. N° 1

Considérations et Expériences sur les herbicides 2-4 D. et homologues

PAR

M. BOUILLENNE-WALRAND

CONSIDÉRATIONS ET EXPÉRIENCES SUR LES HERBICIDES 2-4 D. ET HOMOLOGUES

par

M. Bouillenne-Walrand

Sous-Directeur du Centre de Recherches des Hormones végétales

La notion d'herbicide sélectif est loin d'être récente puisqu'en 1896 déjà (par les recherches du Français Bonnet), on connaissait et utilisait l'action toxique du sulfate de cuivre sur *Brassica arvensis L.* (Moutarde) inoffensif, d'autre part, sur *Avena* (Avoine).

Cette découverte fut exploitée près de 50 ans plus tard en Angleterre par E. J. Blackman et ses collaborateurs qui préconisèrent le chlorure de cuivre, comme plus actif et moins dangereux pour l'homme.

Vers 1911, un autre Français Rabaté montra l'action particulièrement efficace de l'acide sulfurique pour la destruction des mauvaises herbes dans les champs de céréales.

En Angleterre, l'utilisation de cet acide fut mise au point et adoptée pour le nettoyage en grand des champs d'oignons, pendant la guerre. Le Professeur Blackman et son équipe, mandatés par le Gouvernement anglais, réussirent ce tour de force d'obtenir en 18 mois des résultats tels qu'ils permirent au pays de se libérer non seulement de la charge des importations, mais aussi d'économiser sur place une main-d'œuvre considérable, deux avantages essentiels tout particulièrement à cette époque pénible.

C'est encore à deux Français (1932), Truffaut et Pastac que revient la priorité de l'application à la destruction sélective des mauvaises herbes, d'un corps de la chimie organique, le dinitro-ortho-crésol (D. N. O. C.) synthétisé en 1866 en Russie et utilisé comme colorant de la soie.

Un brevet d'utilisation, comme herbicides sélectifs, des nitrophénols et nitrocrésols a été pris en France, en 1932.

Le principal écueil à l'utilisation de ces produits est leur toxicité pour l'homme et les animaux. Ils doivent être utilisés avec la plus grande prudence.

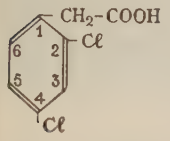
Mais, c'est incontestablement, en Angleterre, que Templeman le premier (1939-1940), eût l'idée de rechercher si l'acide α naphtyl acétique et autres hormones d'application ne

pourraient fonctionner comme herbicides sélectifs. Il démontra que l'acide-α-naphtyl-acétique à certaines concentrations tue *Brassica arvense* sans détruire *Avena*.

L'idée était lancée. Simultanément, en Angleterre et en Amérique furent synthétisés et étudiés deux autres corps de la série benzénique : l'acide 2-méthyl-4-chlorophénoxyacétique (M. C. P. A.) et l'acide 2-4-dichlorophénoxyacétique (D. C. P. A).

L'intensité d'action physiologique de ces derniers corps est absolument remarquable.

Si, pour l'acide sulfurique, des concentrations de 100 et 200 g par litre d'eau, des concentrations de 10 à 50 g par litre d'eau pour le chlorure de cuivre, sont nécessaires pour obtenir la destruction sélective des mauvaises herbes, au contraire pour les dinitro-ortho-crésols et crésylates, les concentrations de 3 à 10 g par litre suffisent pour obtenir des résultats similaires; et il en est de même pour les dérivés phénoxyacétiques aux concentrations de 1 à 3 g par litre d'eau! (*)



Un avantage considérable des dérivés chlorés et alkylés de l'acide phénoxyacétique est leur innocuité vis-à-vis de l'homme et des animaux domestiques (tout au moins aux concentrations utilisées).

Aussi, avons-nous assisté depuis 1945 à une extension extraordinairement rapide de l'utilisation agricole et horticole de ces corps à activité hormonale que nous avons appelés « hormones d'application ».

Sans aucun doute, la révolution apportée à l'agriculture par la découverte des hormones végétales et de leurs succédanés de synthèse est aussi importante que celles dues à la découverte des engrais ou à la mécanisation des procédés de culture.

Cette nouvelle technique d'utilisation des hormones d'application, quoi qu'on fasse, prendra de plus en plus rang de procédé classique dans les travaux d'horticulture et d'agriculture.

Celui qui, aujourd'hui, veut lancer, de façon rentable, une entreprise de bouturage, doit nécessairement, en Amérique tout au moins où la concurrence est sévère, utiliser les produits dits rhizogènes. Seule l'ignorance peut encore expliquer sinon excuser que, dans d'autres pays, l'on continue à ne pas utiliser ce merveilleux outil, qui permet par exemple de bouturer et de manière industrielle *Aucuba japonica* munis de fruits, en un temps très court (17 à 20 jours), ou bien encore de multiplier *Thuya plicata* en 40 jours ainsi qu'en témoignent les photos I et II.

(*) D'autres dérivés organiques sont encore à l'étude qui paraissent agir sélectivement sur les Graminées, tels les alkylphénylcarbamates (Templeman) -éthyl, propyl ou isopropyl, phénylcarbamates.

Aucuba Japonica Photo N° I

Photo R. Sauveur

Témoin | acide indol acétique 25 mg/l
Traitées le 16-12-49. 6 H. — Trempage — 12 H.

Thuya plicata Photo N° II

Photo R. Sauveur

Acide indol acétique 25 mg/l. Traitées le 1-12-49. Trempage, 6 H.

Dans ce domaine, la technique est sans danger, car elle a été mise soigneusement au point pour de nombreuses espèces ou variétés à bouturer. Les doses généralement employées sont de 10 à 200 mg par litre de solution avec des durées de trempage de 6 à 48 heures, ou de 5 g par litre, avec durée de trempage de quelques secondes seulement (*).

* *
*

En ce qui concerne l'utilisation des herbicides sélectifs, une remarque s'impose tout de suite : les concentrations qui doivent être employées (**) sont très fortes et assez voisines du seuil de toxicité pour toute espèce de végétal.

On connaît assez bien aujourd'hui le mode d'action des hormones d'application sur les tissus végétaux; elles activent considérablement le métabolisme, provoquent ou stimulent des multiplications cellulaires dont l'intensité varie selon les espèces et dans un même végétal, selon les tissus touchés. Non seulement, les tissus à caractères méristématiques s'en trouvent activés mais aussi des « dédifférentiations » de cellules déjà organisées peuvent se produire; les mitoses reprennent alors activement, suivies ou non de phénomènes de redifférentiation en tissus et organes, normaux ou aberrants, selon les cas (production de racines, de cals, soudure de feuilles, déformation des organes floraux, apparition de fleurs en des endroits non habituels); les plantes cessent de croître, les bourgeons et les extrémités radiculaires sont bloqués et s'épaississent.

Les photos III, IV, V, VI et le dessin VII reproduisent quelques-unes des monstruosités que nous avons obtenues dans nos expériences et dont certaines, au point de vue scientifique, sont extrêmement intéressantes car elles permettront sans doute d'apporter des documents dans certains chapitres encore très controversés de la morphogenèse végétale.

Le terme ultime de cette extraordinaire activation est la mort du végétal par épuisement total de ses réserves métaboliques.

La sensibilité différentielle aux mêmes corps des diverses espèces ou variétés conditionne leur résistance; certaines meurent rapidement, d'autres plus lentement, d'autres après quelques semaines réussissent, à partir d'un méristème resté vivant, à reconstituer un végétal complet; d'autres enfin ne souffrent que très peu et après une période de quelques jours où feuilles et tiges

(*) Pour nos expériences nous préférons la première méthode 10 à 200 mg par litre de solution à laquelle nous ajoutons un ensemble de vitamines utiles à la croissances des plantes. V. *Bulletin horticole*, 1948, III (12), p. 358-364.

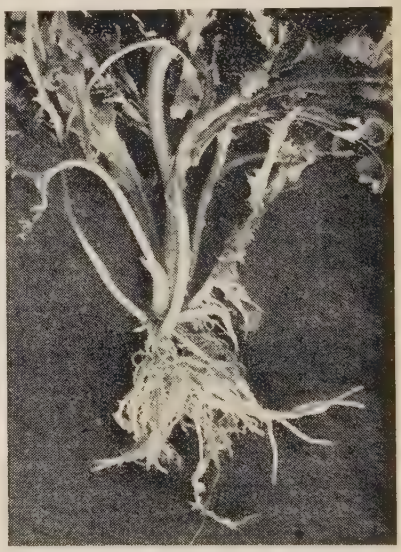
(**) Les doses d'herbicides sont de 1 à 3 kg par hectare avec une dispersion aqueuse de 1.000 à 2.000 litres.

montrent de l'épinastie, il y a redressement et le cycle biologique se poursuit normalement.

Il sort du cadre de cet article de discuter les modalités et les causes des actions toxiques différentielles selon les espèces ou variétés.

Photo N° III — **Essai de pleine terre** — Photo N° IV

Photos R. Sauveur



Chez *Polygonum persicaria* formation de nombreuses initiales de racines et apparition de cals.

Chez *Senecio vulgaris* formation de nombreuses racines même sur les pétioles des feuilles.

Qu'il nous suffise de dire que la pénétration plus ou moins complète du corps toxique dépend des caractéristiques morphologiques des épidermes des feuilles et des tiges (cuticule, poils, cires, stomates, etc...), que la vitesse d'arrivée dans le système circulaire joue un rôle considérable et qu'enfin la sensibilité des cellules elles-mêmes constitue un élément essentiel de variation.

Au point de vue de la pratique, c'est la sensibilité différentielle prise en bloc des diverses espèces de plantes qui permet la sélectivité en tant qu'herbicides des dérivés et homologues du 2–4 D (*).

Cependant, la marge n'est pas énorme entre la concentration des herbicides qui sélectionne des espèces résistantes et des espèces sensibles et celle qui tue toutes les plantes sans discrimination.

(*) Sous des noms commerciaux divers, on vend les acides 2-4 dichlorophénoxyacétique, 2 méthyl-4-chlorophénoxyacétique, 2-4 dichloro ou 2-4-5, 2-4-6 trichlorophénoxyacétique, transformés en sels, esters alkyliques ou dérivés aminés.

Dans ces conditions, nous ne pouvons assez insister sur le fait que les hormones d'application sont des corps **extraordinairement actifs** dans l'utilisation desquels on ne peut commettre ni erreur, ni négligence sous peine de ruiner peut-être toute une récolte.

Si le cultivateur désherbe ses champs de blé au moyen d'herbicides sélectifs, et que, sans nettoyer à fond son tonneau, il l'utilise ensuite pour répandre la bouillie bordelaise sur ses vignes, il risque de compromettre toutes ses vendanges, car de tous les végétaux, la vigne est sinon la plus, tout au moins, une des plus sensibles aux hormones d'application... : des doses de 2–4 D de 10 mg par litre, qui sont employées couramment pour la parthénocarpie chez les Tomates (*), sont d'une toxicité foudroyante pour la fleur de vigne et, par suite, pour la grappe de raisins (**).

Si, d'autre part, le cultivateur procède à la dissolution du produit dans la quantité d'eau requise, mais ne veille pas à ce que la solution soit homogène et si, de ce fait, il répand sur une partie du champ le fond du tonneau qui contient une concentration

Photo N° V.

Photo R. Sauveur

Chez *Nicotiana tabacum* déformation du limbe des feuilles, soudures des bords.

(*) Voir *Bulletin horticole*, 1947, II (10), p. 291-299.

(**) Gros incident survenu en France en 1948.

très forte de l'herbicide, il arrivera aussi, à tuer une partie des céréales qu'il a voulu protéger!

Et ce résultat est vite atteint, car il ne faut pas oublier que les doses de ces produits se comptent **en mg au m²**.

Différences dans l'action des herbicides d'après la concentration

Voici quelques résultats tirés d'un travail exécuté, en 1949, au Centre de Recherches des Hormones végétales à Liège et qui montrent de façon péremptoire l'action de diverses concentrations de quelques dérivés et homologues du 2–4 D. appliqués à de

Photo N° VI

Photo R. Sauveur

Plantule de Radis, ayant germé sur terre vaporisée par produit II (2–4 D sel sodique), 1 °/₀₀ gr. — Déformation fréquente dans les expériences résultant de l'apparition de racines en nombre extraordinaire.

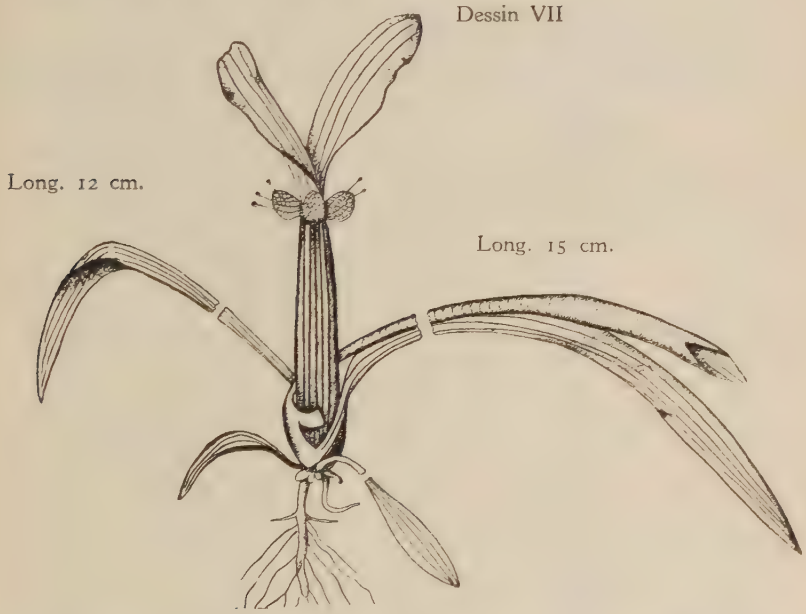
l'Avoine et à du Froment jeunes ayant 10 à 15 cm de hauteur et portant deux feuilles au moment du traitement (*).

En champ d'essai, des lignes d'Avoine (contenant toutes le même poids de semences (9 g environ — ou 290 graines) sont traitées le même jour par divers produits herbicides, chacun à diverses concentrations :

Produit I.	2–1–0,5 g/litre (**).
Produit II.	4–2–1–0,5 g/litre.
Produit III.	4–2–1 g/litre.
Produit IV.	4–2–1–0,5 g/litre.
Produit V.	4–2–1–0,5 g/litre.
Produit VI.	4–2–1–0,5 g/litre.

et avec des quantités qui correspondent respectivement à 8 kg, 4 kg, 2 kg, 1 kg par hectare de surface traitée. Les doses habituelles pour les champs de céréales sont de 2 kg et 1 kg par hectare. Nous avons ajouté deux doses plus fortes.

Dessin VII



Plantain traité à l'état adulte. Les bords des feuilles nouvelles sont soudés, soit individuellement, soit deux à deux et le bourtons floraux sont soudés aux feuilles.

Chaque ligne d'Avoine reçoit donc la même quantité de **liquide**, mais des quantités différentes de produits actifs.

(*) Ces expériences ont été réalisées dans le Jardin Botanique de l'Université de Liège.

(**) Le produit I est du 2-4 D. acide pur; 2 g/litre représente son maximum de solubilité aqueuse.

Après la période normale de végétation, les lignes d'Avoine sont récoltées toutes le même jour et les plantes entières mises à sécher sur les tables d'un vaste laboratoire.

Après un certain temps, on fait, dans les plantes de chaque ligne, des lots de 100 tiges (opération répétée si plusieurs lots de 100 tiges peuvent être faits dans la même série). On sépare les épis de tiges. On pèse les tiges.

Les épis sont débarrassés de leurs axes et pédoncules et on pèse les épillets (grains bruts encore enveloppés des glumes et glumelles).

Enfin les grains bruts sont débarrassés **à la main** des glumes et glumelles. On obtient le grain pelé.

Grains bruts et grains pelés sont pesés le même jour.

Les résultats de cette fastidieuse mais très significative opération sont consignés au tableau suivant (Tableau I).

TABLEAU I

Pesées effectuées pour 100 tiges munies d'épis
Poids en grammes

	Poids du chaume de 100 tiges	Poids grains bruts 100 épis	Poids grains pelés 100 épis	Rendement par rapport aux témoins
Témoins	227	156,2	48,7	100
Produits :				
I. 2 °/oo.....	219	132,5	27,6	56
1 °/oo.....	211	126	35,4	72,7
0,5 °/oo.....	213	151	58,2	119
II. 4 °/oo.....	222	109	25,6	52,5
2 °/oo.....	230	133	43.6	90
1 °/oo.....	270	162	47 8	99
0 5 °/oo.....	217	138	51 3	105
III. 4 °/oo.....	185	109	24 6	50,5
2 °/oo.....	accident	—	—	—
1 °/oo.....	accident	—	—	—
IV. 4 °/oo.....	168	118	19	40
2 °/oo.....	218	141	64,2	132
1 °/oo.....	189	136	64,8	132
0,5 °/oo.....	228	104	76,5	157
V. 4 °/oo.....	156	83,5	13,2	27,1
2 °/oo.....	accident	—	—	—
1 °/oo.....	196	128	52	106
0,5 °/oo.....	192	125	48,2	100
VI. 4 °/oo.....	232	152	66	137
2 °/oo.....	225	184	70,4	144
1 °/oo.....	214	148	58,7	125
0,5 °/oo.....	184	139	67,3	139

On voit tout de suite que la concentration de 2 °/₀₀ du produit I (acide 2–4 D. pur) et les concentrations de 4 °/₀₀ des autres produits (le VI excepté) sont extrêmement néfastes à la production du **grain pelé**, tandis que les autres concentrations n'ont pas d'influence néfaste sur la production du grain, au contraire, d'une façon générale, les rendements sont meilleurs.

Les chiffres ci-dessus n'ont pas de valeur statistique, ils sont obtenus sur un trop petit nombre de lots. Mais ils démontrent cependant d'une **façon formelle** que 0,4 **g** par **m²** du produit I, 0,8 **g** par **m²** des produits II, III, IV, V, sont inhibiteurs de la végétation normale et du rendement de l'Avoine utilisée (puisque les rendements n'atteignent pas 60 % de celui des témoins), tandis que 0,4 g par m² de ces mêmes produits II, III, IV, V, n'ont aucune influence nuisible, et que le produit VI n'est toxique à aucune des doses utilisées.

L'examen des rendements de lignes de Froment de printemps, traitées exactement de la même manière, ne nous a pas révélé une action aussi nocive que sur l'Avoine, des fortes doses d'herbicides. On en jugera par les chiffres du tableau II qui reproduit, appliquées au Froment de printemps les données du tableau précédent.

TABLEAU II

Pesées effectuées pour 100 tiges munies d'épis

Poids en grammes

	Poids du chaume de 100 tiges	Poids grains bruts 100 épis	Poids grains pelés 100 épis	Rendement par rapport aux témoins
Témoin	206	111	78,7	100
Produits :				
I. 2 °/₀₀.....	200	150	88	111
1 °/₀₀.....	204	142	103	137
0,5 °/₀₀.....	218	149	90	114
II. 4 °/₀₀.....	179	114	68	86,4
2 °/₀₀.....	175	120	74,5	94,6
1 °/₀₀.....	190	118	68	86,4
0,5 °/₀₀.....	213	127	80,5	102,0
III. 4 °/₀₀.....	160	98	56	71
1 °/₀₀.....				
IV. 4 °/₀₀.....	178	105	64	82
2 °/₀₀.....	198	107	64,5	82
1 °/₀₀.....	194	116	76	96
0,5 °/₀₀.....	189	133	91	116
V. 4 °/₀₀.....	195	92	52	66
2 °/₀₀.....	-	-	-	—
1 °/₀₀.....	206	116	72	91
0,5 °/₀₀.....	194	108	62	80
VI. 4 °/₀₀.....	188	129	80	100
2 °/₀₀.....	227	139	91	116
1 °/₀₀.....	169	118	74	94
0,5 °/₀₀.....	201	121	87	111

Le rendement le plus bas (V. 4 °/₀₀ 66 %) correspond au rendement le plus bas, 27 % obtenu pour l'Avoine et avec le même corps.

Comme nous l'avons dit page 143, les chiffres de ces tableaux ne peuvent figurer dans une statistique. Mais, ils donnent des indications absolument claires : les concentrations et doses d'herbicides défavorables à certaines céréales ne sont pas extrêmement différentes des concentrations et doses actives nécessaires pour obtenir la réduction du **nombre et de la croissance** des mauvaises herbes et il est vraisemblable que les dégâts aux récoltes de céréales signalés (assez rares d'ailleurs) ont pour origine, soit une **erreur** dans l'évaluation des doses appliquées, soit une utilisation de variétés culturales particulièrement sensibles.

Peut-il y avoir amélioration de rendement dans le cas des champs de céréales?

En comparant les chiffres des Tableaux I et II, on serait tenté de conclure que les herbicides (les concentrations 4 °/₀₀ exceptées) ont dans certains cas amélioré les rendements d'Avoine et de Froment.

Cependant, les variations ne s'écartent pas énormément des fluctuations inhérentes à de semblables essais.

De plus, dans les parcelles traitées aux divers herbicides, les mauvaises herbes ont été tuées ou arrêtées dans leur développement et il serait assez normal que les récoltes y soient meilleures que dans les parcelles-témoins. Celles-ci, en effet, dans le cadre du Jardin Botanique de Liège, étaient envahies d'un nombre considérable de mauvaises herbes. La question se pose de chercher à discriminer dans une amélioration de rendement, la part qui revient à une action favorable éventuelle de l'herbicide en tant que tel et la part qui revient à l'absence de concurrence de mauvaises herbes.

Le problème vaut la peine d'être posé, il nous paraît important d'évaluer l'influence directe de l'herbicide et l'influence indirecte d'un espace vital augmenté.

Nous avons abordé ce problème, pour les Avoines, à la suite des résultats obtenus en pleine terre au cours de nos expériences de 1949 : Il sera repris dans des conditions plus rigoureuses en 1950.

Cependant bien qu'il s'agisse d'un essai préliminaire commencé au mois de juin, nous donnerons nos premières constatations. Nous avons dans de petites parcelles du Jardin Botanique semé des Avoines en même quantité pour chaque parcelle (31,8 g de même variété que celle utilisée précédemment) le 7–8 juin.

Le 30 juin, les Avoines ont deux feuilles bien étalées : on vaporise les parcelles avec :

I. du 2–4 D. acide pur à 2 °/₀₀.
II. du 2–4 D. sel sodique à 2 °/₀₀.
III. du 2–4–5 T sel sodique à 2 °/₀₀.

Chaque parcelle reçoit 150 cm^3 de solution (environ 4 kg/hectare); les parcelles traitées et les Témoins sont entretenus de manière à éliminer l'action des mauvaises herbes.

Le 7 octobre, les Avoines sont récoltées. Dans toutes les parcelles la récolte est faible, tiges et épis sont réduits par rapport à ceux des Avoines semés précédemment.

Les opérations de préparation en tiges, épis, grains bruts, grains pelés sont effectuées.

Si nous établissons à 100 le poids de grains pelés obtenus chez les témoins respectifs de la première et de la deuxième expériences nous obtenons les rendements suivants :

TABLEAU III

Rendement en grain pelé des parcelles traitées en % par rapport aux Témoins

	Première expérience	Deuxième expérience
		7 juin–7 octobre
Témoins	100	100
2–4 D. acide 2 °/₀₀	56	65
2–4 D. sel sodique 2 °/₀₀	90	98
2–4–5 T. sel sodique 2 °/₀₀	—	89

Ces résultats semblent indiquer qu'en dehors du 2–4 D. acide à la concentration de 2 °/₀₀, il n'y a pas d'action bien marquée des herbicides (sels sodiques) sur nos Avoines.

Ces résultats toutefois demandent vérification à une plus vaste échelle et une étude approfondie du rendement par rapport à la quantité de grains semée (ou à la surface emblavée).

En effet, il est clair que le rendement en poids de grains pour 100 tiges n'est pas une façon correcte d'apprécier les résultats d'un rendement de céréales, car elle ne vise qu'au seul aspect du rendement : le nombre, la grosseur et le poids des grains portés par chaque tige; elle néglige de considérer le nombre de tiges par hectare ou plus exactement comme nous le faisons ici, serrant le phénomène de très près, par grain germé.

Dans ce cas, nous constatons qu'un même grain peut produire un nombre variable de tiges, terminée chacune d'une manière très générale par un épi. Ces tiges qui s'enracinent individuellement à leur base font varier, selon leur nombre, le rendement dans des proportions importantes.

Dans les champs, le roulage des plantules couche la première tige des céréales au contact avec le sol et permet à la fois la formation de racines aux nœuds de base et la croissance des bourgeons qui s'y trouvent en tiges supplémentaires.

Le tallage se réalise ainsi plus ou moins bien.

Par conséquent, un point fort important dans l'étude de l'action physiologique directe du 2–4 D. et de ses dérivés et homologues sur les céréales est l'évaluation du nombre de tiges fructifères par chaque grain. Comme les autres hormones d'application, le 2 4 D. a des propriétés organogènes à certaines con-

centrations. On est donc amené à penser qu'une action activante ou inhibitrice du bourgeonnement et de l'enracinement de la jeune plante aura une répercussion sur le tallage.

On a constaté diverses fois que l'application sur des céréales très jeunes (plantules) des herbicides sélectifs avait un effet défavorable sur le tallage (renseignement verbal donné par divers agronomes). C'est possible, car nous savons maintenant qu'au stade de semis, les céréales sont **extrêmement sensibles** et souffrent considérablement de l'application des herbicides.

Mais, lorsque les germinations ont atteint le stade de jeunes plantes (10–15 cm, des feuilles bien étalées), elles résistent fort bien.

Dans ces conditions, nous nous sommes demandé si des jeunes plantes traitées à ce stade par diverses concentrations d'herbicides présenteraient des variations considérables sur le tallage.

Lors de la récolte des plantes de Froment et d'Avoine dont il a été parlé page 141, on a séparé avec toutes les précautions possible les plantes ou « touffes » provenant d'une seule graine et on a fait le dénombrement des tiges portant des épis par **touffes**, c'est-à-dire par grain semé.

Les résultats de cette opération sont représentés dans les Tableaux IV et V.

TABLEAU IV

AVOINE

Chiffres calculés pour 100 touffes soit 100 grains semés

	Nombre total de tiges	Nombre de tiges fournies par touffes ou plantes comportant une à huit tiges	Nombre de tiges fournies par touffes ou plantes comportant plus de huit tiges
Témoins	320	287	33
	303	247	56
	261	261	—
Moyenne.....	295	265	30
Produits :			
I. 2 °/₀₀.....	293	283	10
II. 4 °/₀₀.....	292	279	13
2 °/₀₀.....	258	245	13
III. 4 °/₀₀.....	205	205	—
IV. 4 °/₀₀.....	400	364	36
2 °/₀₀.....	397	397	—
V. 4 °/₀₀.....	307	292	15
VI. 4 °/₀₀.....	386	349	37
2 °/₀₀.....	376	340	36
0,5 °/₀₀.....	261	251	10

Remarque : Un seul chiffre est nettement en-dessous de la moyenne des Témoins : III 4 °/₀₀.

Le produit III est le sel sodique du 2-5 D.

TABLEAU V

FROMENT

Chiffres calculés pour 100 touffes, soit 100 grains semés

	Nombre total de tiges	Nombre de tiges fournies par touffes ou plantes comportant de 1 à 10 tiges	Nombre de tiges fournies par touffes ou plantes comportant de 10 à 20 tiges
Témoin	450	408	42
	401	323	78
	450	365	95
Moyenne.....	411	365	46
Produits :			
I. 2 °/₀₀.....	450	339	111
II. 4 °/₀₀.....	496	453	43
2 °/₀₀.....	476	333	143
III. 4 °/₀₀.....	576	446	130
IV. 4 °/₀₀.....	453	412	41
2 °/₀₀.....	575	379	196
V. 4 °/₀₀.....	945	605	340 grosses touffes de 19, 22, 23, 26.
VI. 4 °/₀₀.....	506	345	61
2 °/₀₀.....	538	471	67
0,5 °/₀₀.....	507	344	163

Dans ces Tableaux IV et V, nous avons séparé du total des tiges dénombrées, sur 100 touffes ou plantes, celles qui proviennent des touffes particulièrement épaisses qui ont fourni plus de huit tiges pour l'Avoine ou plus de 10 tiges pour le Froment maximum de tallage généralement enregistrés par nous. Malgré toutes les précautions prises pour dénombrer les tiges de chaque touffe, il serait possible que celles comportant un très grand nombre de tiges aient pour point de départ deux grains accollés au moment du semis. Nous nous proposons de reprendre cette expérience dans des conditions strictement contrôlées.

En attendant nous pouvons dire que nulle part, même pour les produits qui, comme le 2–4 D. à 2 °/₀₀ ont diminué notablement le rendement des **épis** par **tige**, on n'enregistre une diminution du tallage; au contraire, dans certains cas, notamment pour le Froment il y a eu une augmentation très nette du nombre de tiges par touffe.

Cette conclusion est d'ailleurs absolument conforme à tout ce que l'on sait sur les modalités d'action des hormones d'application, qui en deçà d'un certain seuil de toxicité sont des **activants** très puissants des phénomènes de multiplication et de différentiation cellulaires.

* *
*

On sait aujourd'hui que l'action des auxines, hormones vraies élaborées par les végétaux est très différente selon les cellules auxquelles elles sont appliquées (en concentrations identiques). Par exemple, il est prouvé que la concentration de 10^{-8} Mol. d'auxine provoque l'élongation des cellules **de tiges**, tandis qu'elle inhibe totalement celle des pointes méristématiques de **racines**, ces dernières nécessitant, pour réaliser leur allongement normal, des concentrations voisines de 10^{-10} Mol. c'est-à-dire cent fois plus faibles (*).

Aussi, n'est-il pas étonnant que les plantes de certaines variétés, espèces, familles ou classes végétales réagissent par une **activation** de leurs phénomènes vitaux à des doses de produits qui provoquent une **inhibition** des mêmes phénomènes chez d'autres espèces ou variétés et particulièrement chez des variétés obtenues par sélection.

Dans l'étude de cette action directe : activante, inhibitrice ou toxique, il convient encore de distinguer :

a) l'action immédiate du produit à l'endroit d'application.
b) l'action due à la pénétration du produit dans le système vasculaire de la plante par lequel la translocation se fait aux extrémités les plus distantes du point d'application.

Comme on sait aujourd'hui que les hormones d'application sont transportées avec les glucides dans le phloème, leur action physiologique est liée dans ses modalités aux dispositions anatomiques vasculaires et aussi aux phénomènes de synthèses glucidiques, et tous les facteurs conditionnant ces synthèses auront leur influence sur l'action des herbicides.

Influence des pH des solutions des herbicides

L'examen du Tableau I nous permet, en outre, d'aborder **un point essentiel** du problème des herbicides, celui du pH, autrement dit de la dissociation moléculaire des corps en solutions.

(*) Ces concentrations équivalent à des doses de quelques γ par litre : $1\ \gamma = 1/1.000$ mg.

Le produit I est, comme nous l'avons dit, l'acide 2–4 dichlorophénoxyacétique dont la solution à 2 % a un pH de 2,5. Le produit II est le sel sodique de ce même acide dont la solution à 2 °/₀₀ a un pH de 6.45; les autres produits substitués ou homologues du II 2–4 D. sel sodique, ont des pH très voisins de celui de II.

Or, le rendement des Avoines est sensiblement diminué par l'acide 2–4 D. à 2 °/₀₀, la même action est obtenue par le II à 4 °/₀₀.

Dans les deux cas, les radicaux actifs sont des acides et leur vitesse d'entrée dans les cellules est règlée par le pH de la solution (*). Blackman a clairement montré que sur certains organismes (comme *Trichoderma viride*) la différence d'intensité d'action d'une même concentration de **corps actif** peut, en fonction du pH, varier de 1 à 1.000!

Toutefois, cette intensité d'action, fonction du pH des solutions de produits, ne varie pas **proportionnellement** avec quantité de molécules dissociées.

Le pH interne cellulaire (libération intra-cellulaire d'anions ou de cathions selon les cas) intervient aussi dans les phénomènes de toxicité, ceci expliquerait en partie la réaction très différente des divers végétaux aux variations de pH des solutions extérieures des Herbicides.

Influence de la position des radicaux annexes

Ajoutons que l'intensité d'action des corps, selon l'échelle des pH, varie considérablement non seulement d'après l'espèce des plantes utilisées, mais aussi avec la nature chimique des corps eux-mêmes, ou même avec la position des radicaux annexes dans la molécule. Par exemple, si on compare deux dinitrophénols (l'ortho et le para) sur *Trichoderma*, à différents pH, on constate qu'au pH 3, le premier est cent fois plus toxique que le deuxième; au pH 7, ils ont la même toxicité (Blackman).

La place des radicaux annexes dans la molécule joue un rôle considérable dans tous les processus biochimiques qu'il s'agisse d'hormones, de vitamines ou d'autres corps ayant une activité physiologique considérable.

On sait que les corps phénoliques à radicaux annexes en position méta sont assez rares dans la nature. (On peut cependant citer la résorcine qui existe non seulement dans les produits de la distillation sèche des tanins mais aussi à l'état naturel dans certaines gommes et résines.)

(*) R. BOUILLENNE. *C. R. Soc. Biol*, 1929, 103, 50.

Il ne sera donc pas étonnant de constater une différence d'intensité dans l'action de deux isomères qui ne diffèrent que par la place des radicaux chlorés, comme par exemple :

le 2–4 dichlorophénoxyacétique Na
et
le 2–5 dichlorophénoxyacétate de Na.

L'expérience qui va suivre en apporte la démonstration :

Des caisses contenant le même nombre de plantes de diverses espèces :

Renoncule.	*Ranunculus arvensis* L.
Radis.	*Raphanus sativus* L.
Chicorée.	*Cichorium intibus* L.
Mâche.	*Valerianella olitoria* Moé.
Pâquerette.	*Bellis perennis* L.
Plantain.	*Plantago lanceolata* L.
Lychnis.	*Lychnis githago* Lam.

au stade cotylédonnaire sont traitées le même jour par les mêmes quantités du 2–4 Dichlorophénoxyacétate de Na (Produit I) et de 2–5 Dichlorophénoxyacétate de Na (Produit II).

Trois concentrations de chaque corps sont utilisées : 2–1–0,5 $^{0}/_{00}$.

Chacun des produits (I) et (II) agit donc à trois concentrations sur sept espèces de plantes, ce qui représente 21 traitements.

Quinze jours, puis un mois après le traitement, on établit l'importance de l'action toxique en déterminant le pourcentage de morts de la manière suivante :

100 % de morts après 15 jours ou moins.
100 % de morts après 30 jours ou moins.
50 % de morts après 15 jours ou moins.
50 % de morts après 30 jours ou moins.
moins de 50 % de morts après 30 jours,

on obtient le tableau suivant :

TABLEAU VI

	100 % de morts après 15 jours ou moins	100 % de morts après 30 jours ou moins	50 % de morts après 15 jours ou moins	50 % de morts après 30 jours ou moins	Moins de 50 % de morts après un mois
2-4 D sel sodique	douze traitements	huit traitements Total des traitements à 100 % de morts 20/21		un traitement	
2-5 D sel sodique	trois traitements	trois traitements Total des traitements à 100 % de morts 6/21	deux traitements	huit traitements	cinq traitements
Témoins ...			Tous vivants		21/21

Le produit I est toxique à raison de 20 traitements sur 21. Le produit II est toxique à raison de 6 traitements sur 21 évalué en 100 % de morts après 30 jours.

La même expérience peut se chiffrer d'une autre manière : chaque espèce de plantes a reçu six traitements (c'est-à-dire trois concentrations de chaque corps).

Si après 15 jours et un mois nous établissons les pourcentages de morts par espèce de plantes en utilisant les mêmes critères que précédemment, nous aurons le tableau suivant :

TABLEAU VII

	100 % de morts après 15 jours	100 % de morts après 30 jours	50 % de morts après 15 jours	50 % de morts après 30 jours	Moins de 50 % de morts
Renoncule..	Produits I–3 conc. II–3 conc.				
Radis	Produit I–3 conc.	Produit II–3 conc.			
Chicorée ...	Produit I–2 conc.	Produit I–1 conc.		II–1 conc.	II–2 conc.
Mâche	Produit I–2 conc.	Produit I–1 conc.	II–2 conc.	II–1 conc.	
Pâquerette..	Produit I–1 conc.	Produit I–1 conc.	I–1 conc.	II–2 conc.	II–1 conc.
Plantain....		Produit I–3 conc.		II–1 conc.	II–2 conc.
Lychnis ...		Produit I–3 conc.		II–3 conc.	

Ce tableau permet, en outre, de classer les différentes plantes selon leur résistance respective, Renoncule et Radis, étant les plus sensibles, Plantain et Lychnis les moins sensibles.

Influence du moment d'application

Parmi tous les points à traiter qui concernent les herbicides sélectifs, il faut citer comme particulièrement importants le **moment d'application** d'après l'âge des plantes à tuer ou arrêter dans leur développement, et celui des **plantes** qui constituent la récolte.

Les rapports entre la **susceptibilité des plantes et leur stade de développement** sont en effet très évidents.

Le tableau VIII montre les résultats de l'action de divers corps, à diverses concentrations :

I. 2–4 D. acide.
II. 2–4 D. sel sodique.
III. } isomères et homologues supérieurs.
IV. }

sur la germination de différentes espèces de graines semées dans un sol traité, deux jours après le semis, par les différentes solutions.

Expérience réalisée en serre dans des caisses, toutes semblables contenant toutes la même quantité de terre, recevant les mêmes quantités des diverses graines, placées toutes dans les mêmes conditions de température, éclairement, humidité (celles de la serre de Physiologie de l'Institut de Botanique).

TABLEAU VIII

Germination de différentes graines sur sol traité, deux jours après le semis, par divers produits à diverses concentrations
(100 graines sont semées pour chaque espèce)

Produits et concentrations		Avoine	Lychnis	Chicorée	Mâche	Radis	Plantain	Renoncule
Témoin ...		100	92	64	76	64	62	46
I								
en gr. o/oo	2	76	92	8	26	34	6	0
	1	60	88	22	30	32	30	2
	0,5	acc.	94	40	36	30	80	6
II								
en gr. o/oo	2	96	86	42	0	26	46	0
	1	100	92	48	0	24	40	18
	0,5	96	72	50	0	60	72	20
III.								
en gr. o/oo	2	88	82	36	0	50	30	16
	1	80	88	30	30	62	52	44
	0,5	80	88	50	84	60	80	56
IV								
en gr. o/oo	2	24	86	52	52	30	52	22
	1	36	92	42	62	32	58	52
	0,5	66	86	60	74	34	84	36

Certains produits et certaines concentrations (I et IV) ont nettement inhibé la germination des Avoines qui, d'ailleurs, se développeront mal dans la plupart des caisses en présentant tous les symptômes habituels d'altération : système radiculaire déficient, réduction de la surface des feuilles, feuilles soudées en un tube enveloppant la tige.

Cette expérience faite avec toute la rigueur d'une expérience de physiologie nous a clairement montré un fait important pour les praticiens : l'Avoine au **stade germinatif** est très sensible aux herbicides sélectifs : cette conclusion a été confirmée de façon formelle dans une recherche tendant à déterminer la toxicité relative de différents herbicides répandus sur sol nu respectivement 1, 8, 15, 21 et 30 jours avant le semis de céréales et autres plantes.

Dans les conditions de climat de sol où nous nous étions placés, les grains d'Avoine semés sur la terre un jour après le

traitement par herbicide ont germé avec un certain retard par rapport aux témoins et ont donné des plantules déformées, à feuilles jaunies, dont toute la vie végétative a été fortement ralentie et dont la morphogénèse a été aberrante.

Ces mêmes produits ont eu sur les Dicotylées, au **stade de germination**, des actions très diverses allant depuis la suppression de toute germination (Mâche), jusqu'à l'indifférence complète (Lychnis germant aussi régulièrement que les témoins) mais présentant cependant un pourcentage élevé de mortalité de jeunes plantes, des déformations d'organes et une croissance plus ou moins ralentie.

Néanmoins, on peut dire que le Lychnis à ce stade du semis est particulièrement résistant aux herbicides. Cependant si on l'expérimente à des stades de son cycle biologique postérieurs à celui de la germination on constate d'autres réponses.

Le Tableau IX montre le pourcentage de mortalité de Lychnis en fonction des différents âges physiologiques auxquels les individus ont subi le traitement : germination, stade cotylédonnaire, préfloraison, floraison.

TABLEAU IX

Pourcentage de mortalité de Lychnis

(un mois après le traitement par les corps I et II appliqués aux mêmes concentrations et à différents moments de la vie de la plante)

Traitement appliqué		2 jours après le semis	Stade cotylédonnaire	Jeunes plantes en préfloraison	Plantes en floraison
Produits et Concentrations					
I	2 °/oo	60	100	43	100
2-4 D.	1 °/oo	30	100	33	100
acide	0,5 °/oo	4	100	60	60
2-4 D.	2 °/oo	—	100	50	100
sel	1 °/oo	24	100	64	100
sodique	0,5 °/oo	14	100	60	59
Témoin		15	0	0	8

On voit que Lychnis est peu sensible au début de sa vie — au stade de germination — qu'il est très sensible à 100 % de mortalité un peu plus vieux — au stade cotylédonnaire — qu'il est de nouveau beaucoup moins sensible lorsque les plantes ont grandi et sont sur le point de fleurir. Pendant la floraison enfin Lychnis redevient vulnérable à 100 % pour les fortes concentrations

des produits et même à 60 % pour les plus faibles : 0,5 ‰.

Blackman a de même bien illustré ce phénomène de toxicité différentielle d'après l'état de développement d'une graminée sauvage, *Dactylis glomerata* : celle-ci est sensible aux hormones d'application **uniquement** au stade de la germination, au stade cotylédonnaire, il n'y a plus d'action (aux mêmes doses) sur *D. glomerata*. Cet auteur a ainsi cherché à établir des groupes de plantes sensibles par rapport à certains stades de croissance.

Au point de vue pratique, c'est à cause de cette résistance variable des plantes selon les stades de leur développement que certains chercheurs préconisent, dans certains cas, la technique du double traitement aux herbicides à des moments choisis d'après des expériences analogues à celles que nous avons réalisées et que nous venons de relater.

*
* *

Les quelques observations et expériences dont nous avons rendu compte dans ce bref exposé sont loin d'avoir épuisé tous les aspects du problème de l'action des herbicides sélectifs.

L'influence des conditions extérieures réglant le métabolisme des plantes, température, lumière, humidité, moment de la journée sont autant de points dont nous n'avons point fait mention et qui sont d'une grande importance théorique et pratique, de même aussi que la nature des sols (argile, sable, limon).

La dispersion des produits dans le solvant ou le support, l'addition ou non de mouillants, d'engrais sont autant de points dont il faudrait préciser l'importance, autant de facteurs qui peuvent modifier l'allure des phénomènes qui nous ont occupé dans cet article.

*
* *

Dans tous les domaines scientifiques, qu'il s'agisse d'hormones ou de physique nucléaire, les hommes de ce siècle font figure « d'apprenti-sorcier ». Des découvertes, bouleversant nos anciennes conceptions, sortent des laboratoires. Croire que l'on pourra, quand on le voudra, « fermer le robinet » est une illusion. Canaliser le flot et le rendre utile aux générations futures est une tâche beaucoup plus productrice et d'ailleurs aussi plus séduisante.

RÉSUMÉ

Considérations et expériences sur les herbicides 2–4 D. et homologues

L'étude de l'action du 2–4 D. acide, 2–4 D. sel sodique, 2–5 D., 2–4–5 T. sels sodiques sur des Avoines, Froment et diverses Dicotylées à différents stades de développement, montre que : le 2–4 **D. acide** (pH 2.5) est beaucoup plus actif que les sels sodiques du 2–4 D., 2–5 D., 2–4–5 T. (pH 6.4 à 6.8). L'acide, à la concentration de 2 °/₀₀, peut réduire le rendement des Avoines, calculé en poids de grain par tige fructifère, mais pas celui du Froment de printemps. Les sels sodiques du 2–4 D. et ses homologues nécessitent une concentration double pour provoquer une action analogue sur l'Avoine.

Les herbicides aux concentrations utilisées n'ont pas nui au tallage.

Les mêmes concentrations d'herbicides ont une action variable selon le stade de développement des plantes au moment du traitement : semis, cotylédonnaire, préfloraison, adulte.

L'intensité de l'action herbicide varie selon les espèces et variétés utilisées.

SAMENVATTING

Beschouwingen en bevindingen over de herbicidewerking van 2–4 D en homologen

Proeven met betrekking tot de werking van het 2–4 D-zuur, 2–4 D–natriumzout, 2–5 D, 2–4–5 T-natriumzout op haver, tarwe, en diverse dicotylen bij verschillende ontwikkelingsstadia hebben aangetoond dat : het 2–4 D–**zuur** (pH 2,5) veel actiever is dan de natriumzouten van 2–4 D, 2–5 D, 2–4–5 T (pH 6,4 à 6,8). Het zuur bij een concentratie van 2 °/₀₀ kan het rendement van de haver verminderen, berekend volgens het korrelgewicht per aar. De opbrengst van zomertarwe bleef echter onveranderd.

De 2–4 D–natriumzouten en de homologe verbindingen vergen een dubbele concentratie om bij haver hetzelfde effect te bereiken.

De gebruikte concentraties van herbiciden bleken niet schadelijk voor de beworteling. De uitwerking van gelijke concentraties van herbiciden bleek veranderlijk volgens het groeistadium der planten tijdens de behandeling : zaaien, kiembladstadium, knopstadium, volgroeid.

De intensiteit van de herbicidenwerking verandert volgens de soort en de variëteit.

SUMMARY

Experimental study of 2–4 D acid, 2–4 D, 2–5 D, 2–4–5 T sodium salts on oat, wheat and different dicotyledones

2–4 D acid (pH 2.5) at the concentration of 2 g per litre, is reducing appreciably the yield of seed of Avena, calculated on the basis of 100 ears; the yields of wheat is not affected.

The sodium salts of the acids 2–4 D, 2–5 D, 2–4–5 T, at the concentration of 4 g per litre give the same results.

Those products when spread on young plants (2 leaves) do not affect the stooling.

The products have various effects according the stage of development of plants receiving the treatment, according also to the species of plants treated.

ZUSAMMENFASSUNG

Betrachtungen und Feststellungen der Herbizidenwirkung von 2–4 D und Homologen

Aus den Prüfungen hinsichtlich der Wirkung des 2–4 D Sauers, 2–4 D Natriumsalzes und 2–5 D, 2–4–5 T Natriumsalzes auf Hafer, Weizen und diversen Dicotylen bei den verschiedenen Entwicklungsstadia, tritt hervor was folgt : dass 2–4 D Sauer (pH 2,5) aktiever ist als Natriumsalzen von 2–4 D, 2–5 D, 2–4–5 T (pH 6,4 à 6,8). Bei der Konzentrazion von 2 $^{0}/_{00}$ kann das Sauer den Ertrag des Hafers vermindern, berechnet infolge des Körnchengewichtes per Aar. Der Ertrag des Sommerweizens blieb jedoch unverändert.

Die 2–4 D Natriumsalze und Gleichnamigen in Verbindung, brauchen eine doppelte Konzentrazion zwecks Erreichung desselben Effektes beim Hafer.

Die angewendeten Konzentrazionen Herbizidens scheinten schädlich zu sein der Bewürzlung gegenüber. Die Auswirkung gleicher Konzentrazionen Herbizidens zeigt sich änderlich, dass Wuchsstadiums der Pflanzen gemäss : Aussäen, Keimblattstadium Knospenstadium, ausgewachsen.

Die Intensität der Herbizidenwirkung differiert je nach den Sorten und Varietäten.

Extrait du « *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* »
n° 6 et 7 Juin-Juillet 1950

Considérations et expériences sur les herbicides 2-4 D et homologues

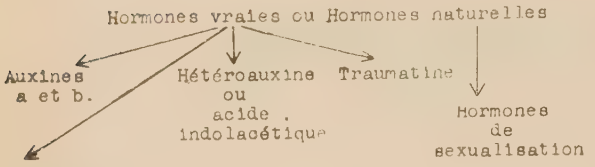
par M. BOUILLENNE-WALRAND,
Sous-Directeur du Centre de Recherches des Hormones Végétales
(I.R.S.I.A.)

Dans un récent exposé, nous avons montré que les dérivés et homologues du 2-4 D, appliqués à des céréales jeunes (Froment, Avoine) peuvent provoquer des diminutions considérables du rendement en grain *uniquement* dans le cas où ils sont employés en doses trop fortes (0,8 gr. — 0,4 gr. par m^2); tandis que l'application de doses appropriées (0,1 gr. — 0,2 gr. par m^2), qui assurent cependant un nettoyage correct des parcelles, n'amène aucun déficit de récolte et ne provoque pas de déformations sensibles des épis. Nous avons insisté sur le fait que les hormones d'application utilisées comme herbicides sélectifs, *sont des corps extraordinairement actifs*, dans l'utilisation desquels on ne peut commettre ni erreur, ni négligence, sous peine de ruiner peut-être toute une récolte.

Rappelons brièvement que l'on appelle dans la pratique « growth substances — plant hormones », substances de croissance, hormones végétales, etc..., les produits de synthèse qui possèdent totalement ou partiellement les propriétés physiologiques des hormones vraies; auxines, hétéroauxines. Par définition ces dernières sont les véritables « substances de croissance ». Cependant la coutume s'est généralisée d'appeler « plant hormones » des produits de synthèse à activité hormonale qui n'ont pas encore été identifiés chez les végétaux. Nous préférons leur attribuer le terme : hormones d'application.

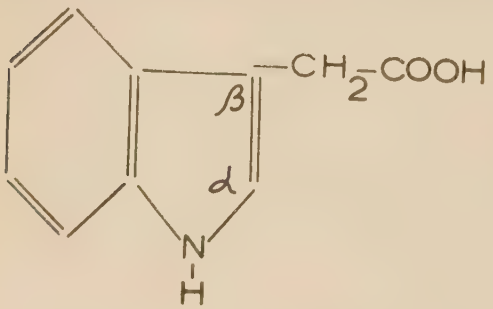
Le schéma ci-après établit cette distinction :

Substances de croissance
(growth substances)

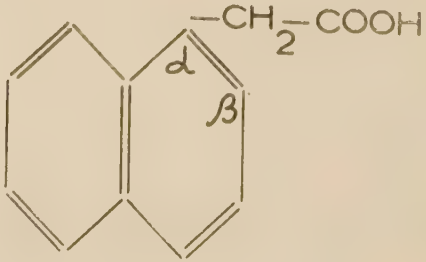


Hormones d'application produits de synthèse possédant totalement ou partiellement les propriétés des hormones naturelles.
Doses actives : élongation cellulaire 5 à 100 γ °/₀₀ ; multiplication cellulaire et organogenèse 5-100 mgr. °/₀₀ ; action inhibitrice 1-5 gr °/₀₀ (herbicide).

Les produits de synthèse utilisés comme hormones d'application sont surtout des dérivés des acides suivants :



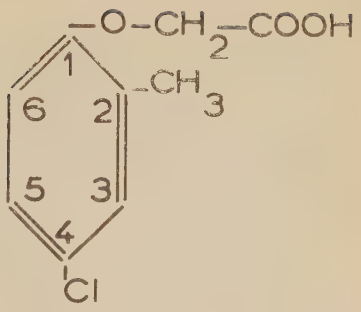
l'acide β indol acétique et ses homologues supérieurs : propioniques et butyriques (*)



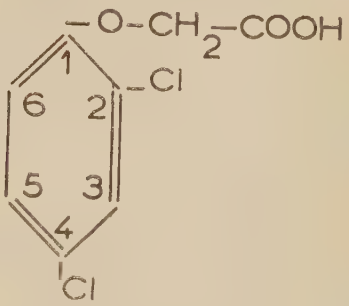
l'acide α naphtalène acétique

(*) L'acide β indol acétique ou hétéroauxine doit-être considéré comme une hormone naturelle formée aussi bien par les organismes inférieurs (moisissures) que par les végétaux supérieurs (LEFÈVRE 1938) (2).

le méthoxone, acide 2 méthyl-4-chlorophénoxyacétique



l'acide 2-4 dichlorophénoxyacétique



les acides 2-5 dichloro et 2-4-5 trichlorophenoxyacétiques sont également utilisés (**).

Le lecteur qui désirerait se documenter d'une façon complète sur les substances de croissance, hormones naturelles ou hormones d'application, trouvera une mise au point magistrale dans : « Les progrès récents dans la connaissance et l'emploi des substances de croissance » par le professeur Pierre CHOUARD (1948-1949) (4).

Cette revue très complète des progrès scientifiques accomplis dans ce domaine, nous dispense de donner ici une longue série de références bibliographiques.

Dans l'exposé qui va suivre, nous nous intéresserons uniquement aux propriétés des hormones d'application en tant qu'herbicides sélectifs.

(**) D'autres dérivés organiques sont encore à l'étude qui paraîssent agir sélectivement sur les Graminées, tels les alkylphénylcarbamates (TEMPLEMAN) (3) : éthyl, propyl ou isopropyl, phénylcarbamate.

Considérations générales

L'emploi des hormones d'application comme herbicides sélectifs impose une première et importante constatation :

Les concentrations qui doivent être mises en jeu sont très fortes et assez voisines du seuil de toxicité pour toute espèce de végétal. Si, en effet, les doses actives pour obtenir les actions hormonales, élongation cellulaire, activités mitotiques et morphogénétiques, sont respectivement de 5-100 γ (*) °/oo pour la première, de 5 à 100 mgr. °/oo pour les deuxièmes, les doses de ces mêmes produits nécessaires pour la destruction sélective des mauvaises herbes dicotylées sont de 1 à 2 gr. °/oo et même 4 gr. °/oo (1 à 2 ou 4 kg. par hectare avec une dispersion aqueuse de 1.000 à 2.000 litres).

On connaît assez bien aujourd'hui le mode d'action des hormones d'application sur les tissus végétaux; elles activent considérablement le métabolisme, provoquent ou stimulent des multiplications cellulaires dont l'intensité varie selon les espèces et dans un même végétal, selon les tissus touchés. Non seulement, les tissus à caractères méristématiques s'en trouvent activés, mais aussi des « dédifférentiations » de cellules déjà organisées peuvent se produire; les mitoses reprennent alors, activement suivies ou non de phénomènes de redifférentiation en tissus et organes, normaux ou aberrants, selon les cas (production de racines, de cals, soudure de feuilles, déformation des organes floraux, apparition de fleurs en des endroits non habituels); les plantes cessent de croître, les bourgeons et les extrémités radiculaires sont bloqués et s'épaississent.

Le terme ultime de cette extraordinaire activation est la mort du végétal par épuisement total de ses réserves métaboliques et tous les végétaux quels qu'ils soient y sont soumis si l'effet du toxique a été suffisamment intense.

La sensibilité différentielle des diverses espèces ou variétés conditionne leur résistance à une même dose; certaines meurent

(*) 1γ = 1 millième de mgr.

rapidement, d'autres plus lentement, d'autres après quelques semaines réussissent, à partir d'un méristène resté vivant, à reconstituer un végétal complet ; d'autres enfin ne souffrent que très peu et après une période de quelques jours où feuilles et tiges montrent de l'épinastie, il y a redressement et le cycle biologique se poursuit normalement. C'est le cas pour la plupart des Graminées et c'est ce qui permet l'utilisation industrielle des « herbicides sélectifs » pour le nettoyage des champs de céréales.

Il sort du cadre de cet exposé de discuter en détail les modalités et les causes des actions toxiques différentielles selon les espèces ou variétés.

Qu'il nous suffise de dire que la pénétration plus ou moins complète du corps toxique dépend des caractéristiques morphologiques des épidermes des feuilles et des tiges (cuticule, poils, cires, stomates, etc...) que la vitesse d'arrivée dans le système circulatoire joue un rôle considérable et qu'enfin la sensibilité des cellules elles-mêmes constitue un élément essentiel de variation.

Au point de vue de la pratique, c'est la *sensibilité différentielle prise en bloc* des diverses espèces de plantes qui permet la sélectivité en tant qu'herbicides des dérivés et homologues du 2-4 D.

Cependant, la marge n'est pas énorme entre la concentration des herbicides qui sélectionne des espèces résistantes et des espèces sensibles et celle qui tue toutes les plantes sans discrimination et beaucoup d'accidents survenus dans la pratique agricole ont vraisemblablement pour origine une erreur de dosage.

Une autre série d'accidents peut provenir du fait que certains herbicides et notamment les esters comme l'acétate d'éthyl du 2-4 D sont très volatils à température ordinaire : Il suffit de laisser dans une serre à Tomate ou à Vigne, un récipient ou un tonneau ayant contenu de ces herbicides à forte tension de vapeur pour provoquer des phénomènes inattendus sur des plantes qui cependant n'ont reçu aucun traitement.

Enfin, les résultats de l'action herbicidale elle-même sont extrêmement fluctuants et dépendent de tous les facteurs

internes et externes qui affectent les activités physiologiques des végétaux et dont les principaux sont :

Facteurs internes :

1) La nature des végétaux soumis aux herbicides, l'action étant très différente selon les espèces et même les variétés.

D'une façon générale, les Monocotylées sont plus résistantes que les Dicotylées, mais la distinction n'est pas absolue.

2) le stade de développement et l'âge des végétaux traités.

Facteurs externes :

1° la température, la lumière, l'humidité de l'air, le moment de la journée.

2° l'état de dispersion physique du produit (aerosols action des mouillants, émulsions)

3° l'état de dissociation des produits.

4° la nature du sol.

Ces différents facteurs aussi bien que la nature et les concentrations des produits utilisés conditionnent le sens des réactions physiologiques.

On comprendra dès lors que des résultats apparemment contradictoires aient été enregistrés par des auteurs travaillant dans des conditions fort diverses.

Nous avons volontairement omis dans l'énumération des facteurs internes qui influencent l'action des herbicides sélectifs un élément essentiel et qui n'a pas encore été considérablement étudié : celui du *contenu biochimique* des plantes traitées et qui est le support même de l'action des hormones d'application.

De nombreuses recherches sont à faire dans ce domaine.

On sait déjà que tous les phénomènes morphologiques, histologiques dûs aux substances de croissance s'accompagnent de changements et de remaniements considérables dans le contenu chimique des plantes.

Différents auteurs ont montré que l'application de substances

de croissance provoquait un transport rapide et une accumulation momentanée des glucides vers les endroits d'application, résultat confirmé par les analyses de métabolisme qui ont mis en évidence une augmentation du métabolisme oxydatif. Ensuite, une diminution progressive des glucides (par utilisation métabolique considérable) va de pair avec une augmentation momentanée en certains endroits du végétal des complexes protidiques.

Il y a là un domaine d'expérimentation encore peu exploité et qui du point de vue pratique peut apporter des résultats singulièrement intéressants. Un tout récent travail de P. J. Wort (1949) ([5]) montre qu'après traitement de *Sarrasin* (en pré-floraison) par une solution à 1 gr. par litre de 2-4 D sodium-amine, il y a augmentation de l'azote total :

1) dans la tige, 4 jours après le traitement : 140 %.
2) dans la racine, 8 jours après le traitement : 138 %.

Certains auteurs (Erickson, 1948) ([6]) suggèrent l'utilisation des hormones d'application pour « organiser la composition des récoltes selon des besoins définis ».

Ce serait là un nouveau moyen de modeler les végétations selon les besoins et les désirs des hommes, pas plus chimérique d'ailleurs que les nombreuses utilisations aujourd'hui classiques des substances de croissance dans divers domaines de l'agriculture et de l'horticulture :

1) bouturage et transplantation.
2) greffage.
3) parthénocarpie artificielle.
4) stimulation des semences.
5) lutte contre la chute prématurée des fruits.
6) maturation rapide des fruits.
   (en 24 heures des bananes vertes sont jaunies et sont mûres pour l'utilisation en 4-5 jours).
7) mise en repos de pommes de terre et autres tubercules.
8) Destruction mauvaises herbes, etc...

* * *

Dans le présent travail nous étudions : l'action des dérivés volatils du 2-4 D, en enceinte close.

Action de vapeurs de dérivés estérifiés du 2-4 D acide

La volatilisation des esters du 2-4 D et homologues en espace clos (comme une serre) peut provoquer des réactions inattendues sur les plantes se trouvant dans le voisinage.

On a préconisé, d'ailleurs, le système de volatilisation ou de sublimation sur plaques chauffantes d'esters du 2-4 D ou de l'acide naphtoxyacétique, dans des serres pour obtenir la parthénocarpie des Tomates et autres primeurs (fraises — aubergines, etc...).

L'expérience suivante va montrer que l'action toxique des vapeurs de 2-4 D estérifié peut aller jusqu'à la mort des végétaux.

Pour cette expérience, nous nous sommes évidemment placés dans les conditions extrêmes : enceinte très restreinte et rigoureusement close, température élevée.

Les corps utilisés dans cet essai sont :

1. *Sel sodique monohydraté du 2-4 D*, teneur en corps actif exprimée en 2-4 D acide : 70 %.
2. *Ester éthylique de l'acide 2-4 Dichlorophénoxyacétique*, teneur en corps actif exprimée en 2-4 D acide : 1.77 % et enrobée dans une poudre de talc et bentonite.
3. *Ester éthylique de l'acide 2-4 Dichlorophénoxyacétique*, teneur en corps actif exprimée en 2-4 D acide : 9.6 % dissous dans un glycol polyethylénique et dilué dans une huile minérale légère.
4. *Alkanolamine de l'acide 2-4 Dicholorophénocyacétique*, teneur en corps actif exprimée en 2-4 D acide : 20 % dissous dans un mélange d'eau (59.%) et d'isopropanol (8 %).

Conditions de l'expérience.

Le 9 février 1949, des semis d'Avoine et de Lin sont effectués en des caissettes séparées remplies de bon terreau à raison de 4,5 gr. d'Avoine, de 4,5 gr. de Lin. Les essais sont tenus en couche chauffée.

Le 17 février 1949, les plantules sont au stade cotylédonaire.

Avoine : 1 feuille cotylédonaire, hauteur 6 cm.
Lin : 2 feuilles cotylédonaires, hauteur 4-5 cm.
La gemmule de Lin n'est pas visible entre les 2 cotylédons.

On les place alors à raison de deux caisses (une de Lin et une d'Avoine) dans de petites couches vitrées fermées (1,10 m. de longueur, 1,35 m. de largeur, 0,37-0,25 m. de hauteur, volume de la couche 0,45 m^3).

Ensuite à côté des caisses on dispose dans chaque couche un récipient largement ouvert contenant environ 200 gr. de l'un des corps à examiner.

Une cinquième couche sert de témoin et ne contient que les 2 caisses Lin et Avoine.

Les cinq couches utilisées sont chauffées au thermosiphon, elles ont présenté les températures suivantes pendant la durée de l'expérience :

	Matin	*Midi*	*Soir*
du 18 février au 2 mars 1949	15-18	22	18
du 2 mars au 10 mars 1949	8	16	12

L'arrosage se fait régulièrement et avec les mêmes quantités d'eau pour chaque caisse. Les couches sont aérées tous les jours de 10 à 11 heures par soulèvement des chassis vitrés.

Observations et Résultats

Sept jours après le début de l'essai, soit le 21 février, on procède à la première observation des caisses témoins et traitées.

Dans la couche où se trouvent les caisses témoins, les plantules ont continué une croissance normale. Les plantules sont bien dressées.

La première feuille de l'Avoine s'est étalée ; la deuxième feuille apparaît. La taille moyenne des plantules est de 8-10 cm.

Le Lin, entre les deux cotylédons, pousse une gemmule avec ses premières feuilles. La taille moyenne des plantules est de 6 cm.

Dans les autres couches, où les récipients ouverts contiennent les différents produits, on observe les faits suivants :

I. — *Sel sodique du 2-4 D* : l'Avoine paraît normale, sauf un léger étiolement. Les plantules de Lin, situées juste à côté du récipient contenant le corps actif, ont perdu quelque peu de leur rigidité et s'inclinent vers le sol. Les cotylédons sont restés verts et la gemmule commence à apparaître entre les deux cotylédons.

II. — *Poudre d'ester du 2-4 D* : l'Avoine est peu affectée, sauf les plantes qui bordent la caisse au voisinage immédiat du récipient contenant le produit. Elles sont moins rigides et ont subi un arrêt de croissance.

Toutes les plantes de Lin, au pourtour de la caisse sont intoxiquées. Seules les plantules du centre sont encore droites. Les cotylédons, au voisinage du produit, sont refermés, recroquevillés. Les hypocotyles sont tordus; ils pâlissent considérablement et se couchent.

III. — *Ester du 2-4 D Liquide* : L'Avoine est étiolée, la feuille n'a pas continué à s'élargir comme dans les deux premières caisses; elle est d'un vert très pâle. Toutes les plantules de Lin sont affaissées, jaunies et en voie d'intoxication considérable.

IV. — *Alkanolamine du 2-4 D* (*) : Les plantes d'Avoine et de Lin paraissent normales. La première feuille d'Avoine s'est étalée bien verte. Les plantules de Lin ne sont pas affaissées. Les cotylédons sont à peine un peu plus pâles que les témoins. Entre les cotylédons, la gemmule pointe comme chez les témoins.

Les photographies des diverses caisses, prises le 24 février 1949 soit sept jours après le début de l'expérience, illustrent les constatations énoncées plus haut. (voir figures 1 à 5).

(*) Produit vendu sous le nom de *Weedar*.

Fig. 1

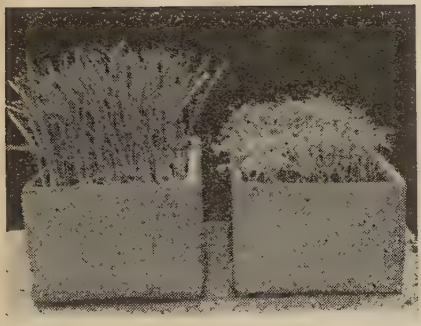


Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Photos R. SAUVEUR, 24-2-49.

Aspect de caisses d'Avoine et de Lin placées depuis 7 jours dans des couches fermées à côté de plateaux contant :

Fig. 1. — Témoin.

Fig. 2. — 2-4 D sel sodique, fig. 3. — poudre d'eltre du 2-4 D, fig. 4. liquide ester du 2-4 D, fig. 5. — alkanolamine du 2-4 D (Weedar).

Celles-ci se confirment par un nouvel examen le 3 mars 1949 (figures 6-10).

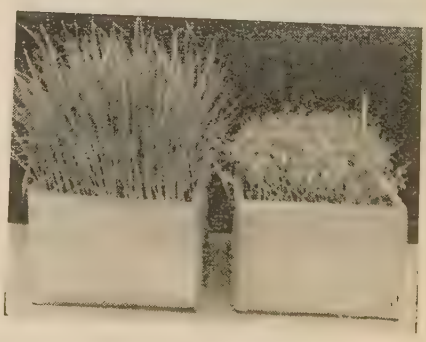


Fig. 6-7-8-9-10.
Photos R. SAUVEUR 3-3-49.
Les mêmes caisses que fig. 3 à 7 photographiées une semaine plus tard.

Les marques d'intoxication dûes *aux vapeurs des esters* se sont accentuées, non seulement, les plantules de Lin sont arrêtées dans leur développement mais, elles sont mourantes. Les Avoines, bien qu'ayant continué leur croissance présentent un curieux phénomène dont il sera parlé plus loin.

Par contre, les plantes de Lin ou d'Avoine, placées à côté du Weedar (Alkanolamine) n'ont guère souffert; leur retard de croissance par rapport aux témoins ne se marque que sur le côté de la caisse immédiatement voisin du récipient.

Les Avoines sont d'aspect normal.

Nous ferons les mêmes constatations sur les caisses placées à côté du sel sodique.

Fig. 11
Avoines soumises d'une manière continue aux vapeurs d'ester du 2-4 D 2 mois après le début de l'expérience.

Témoin

L'action prolongée des vapeurs d'esters du 2-4 D inhibera considérablement aussi la croissance des Avoines ainsi qu'en témoigne la photo de la figure 11, faite deux mois après la mise en contact.

De plus, l'examen attentif des Avoines situées au voisinage des esters révèle un curieux boursoufflement de la tige à quelques millimètres au dessus de la gaine. Si on la dégage de la gaine foliaire on aperçoit à cet endroit un léger gonflement des tissus sous l'épiderme de la tige elle-même.

Nous avons suivi l'évolution de ce gonflement et quelques semaines plus tard, presque toutes les plantes d'Avoine placées dans la couche, au voisinage du liquide d'ester du 2-4 D, montrent aux aisselles foliaires une protubérance tumorale bien caractéristique (figure nº 12).

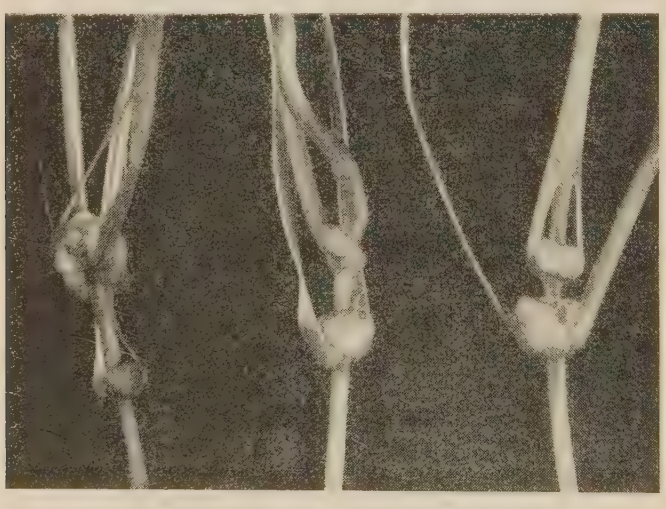


Fig. 12

Les trois plantes de la fig. 11 à gauche fortement grossies.

Photos R. Sauveur.

Ces protubérances constituent morphologiquement et anatomiquement un exemple aujourd'hui classique de l'action mitotique des hormones d'application. Elles suggèrent une hypothèse de travail. Jusqu'à présent on n'a pu obtenir des cultures de

tissus de Monocotylées. Les tumeurs obtenues aux aisselles des Avoines soumises aux vapeurs du 2-4 D (ester) ne pourraient-elles être isolées et soumises à des subcultures in vitro ?

Une prochaine expérimentation tentera de résoudre cette question.

Nous avons répété sur des plantes plus âgées (plantules) l'expérience relatée ci-dessus. Au moment de la mise en couches fermées (8 mars 1949) les plantes avaient l'aspect représenté par les témoins de la fig. 8. Les résultats ont été tout aussi concluants; *les Lins* soumis aux vapeurs des produits estérifiés ont cessé toute croissance et sont morts après quelques semaines.

Conclusions

Dans une enceinte fermée, aérée une fois par jour, les dérivés estérifiés du 2-4 D dégagent suffisamment de vapeurs toxiques pour tuer des jeunes plantes *de Lin* et retarder considérablement la croissance *d'Avoine*.

Par contre, l'alkanolamine (Weedar) se présente à ce point de vue d'une très grande stabilité.

20 juillet 1949.

BIBLIOGRAPHIE

1. M. Bouillenne-Walrand : *Considérations et expériences sur les herbicides* 2-4 D *et homologues*. 2me Symposium de Phytopharmacie, Gand, 25 avril 1950.

2. Lefèvre J. : Sur la présence normale d'acides indoliques et particulièrement de l'acide indol 3 acétique dans diverses plantes supérieures. *C.R.Ac. des Sciences* 206 : 1675-1677. 1938.

3. Templeman W.G. et Sexton : The differential effect of synthetic growth substances and other compounds upon plant species. *Proc. Roy. Soc. Ser. B. Biol. Sci.* 133 (873) 480-485, 1946.

4. Chouard P. : Les progrès récents dans la connaissance et l'emploi des substances de croissance. *Revue Intern. Bot. applic. et Agric. Col.* 28 et 29, 1948-1949.

5. Wort P.J. : The response of Buckwheat to treatment with 2-4 dichlorophénoxyacetic acid. *Amer. Jour. Bot.* 136(9) : 673-676, 1949.

6. Erickson L., Seeley C. et Klages K. : Effect of 2-4 D upon the protein content of wheats. *Jour. Amer. Soc. Agron.* 40 : 659-660, 1948.

(6467) Ceuterick, 66, rue Vital Decoster, Louvain.

Extrait du « *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* »
n° 6 et 7 Juin-Juillet 1950

Durée d'activité des principaux dérivés du 2-4 D répandus sur le sol nu

par M. BOUILLENNE-WALRAND

La question de la *durée d'activité* des herbicides incorporés au sol nu est d'une importance considérable et demande des vérifications soigneuses pour les différents climats (lumière, température, humidité) et les divers sols où sont répandus les produits; ces facteurs interviennent concurremment avec la composition chimique du produit lui-même; celle-ci, en effet, détermine la stabilité plus ou moins grande du corps exposé à l'air libre : toutes conditions égales, il faut s'attendre à ce qu'un ester alkylé du 2-4 D dont nous avons constaté la facile volatilisation (1) disparaisse plus rapidement du sol qu'une alkanolamine. Ensuite, la décomposition des produits dans le sol lui-même peut-être influencée par la nature des radicaux annexés à l'acide, de telle sorte que les résultats d'expérience sur un même herbicide, mélangé au sol dans les *mêmes* proportions peuvent varier considérablement d'une région à une autre, d'un pays à l'autre, d'une saison à l'autre !!!

Dans un précédent article (2), nous avons montré que deux mois et demi après le traitement de pelouses, par des concentrations variables de 2-4 D, on trouvait encore dans *certaines parcelles* retournées et ensemencées, un retard dans la germination de Navets, *(Brassica Napus* L.) mais pas d'inhibition de la végétation. Cette expérience a eu lieu dans les mois de juillet, août, septembre 1947. Nous étions dans les conditions optimum d'action et de conservation du 2-4 D : *terrain sec*, pas de pluie pendant de longs espaces de temps.

(1) M. BOUILLENNE-WALRAND, Considérations et expériences sur les herbicides 2-4 D et homologues. *Bull. Soc. roy. Sc. Liège* p. 312.

(2) R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE-WALRAND, R. NOËL et C. SERONIVAL, Sur l'utilisation du 2-4 D (2-4 acide dichlorophénoxyacétique) comme herbicide sélectif pour l'entretien des pelouses et des pépinières. *Bull. Hort. Liège*, tome III, 6, p. 163-170, 1948.

Dans ces conditions, il est opportun de porter son attention sur le degré de stabilité des dérivés du 2-4 D et l'on peut penser que l'alkanolamine du 2-4D étant un corps stable, son activité dans le sol sera plus durable que celle *des esters* du même acide et aussi durable que celle du sel sodique.

L'essai que nous allons relater répond affirmativement; nous avons suivi la désintoxication d'un sol traité avec des doses sensiblement égales en produit actif de divers dérivés du 2-4 D.

Chaque parcelle traitée est divisée en parties égales sur lesquelles on sème des poids égaux de semences des mêmes espèces, respectivement 1, 8, 15, 22, 30 jours après le traitement du sol par l'herbicide.

On se rendra compte ainsi de l'inactivation progressive vis-à-vis des graines des différents corps employés.

La portée pratique d'une telle recherche est évidente; elle aide à résoudre le problème de savoir si l'on peut et quand on peut traiter préventivement un sol nu avant de l'ensemencer de céréales ou autres récoltes; et si l'enrobement de l'herbicide dans une poudre inerte est préférable à l'utilisation de solution ou d'émulsion.

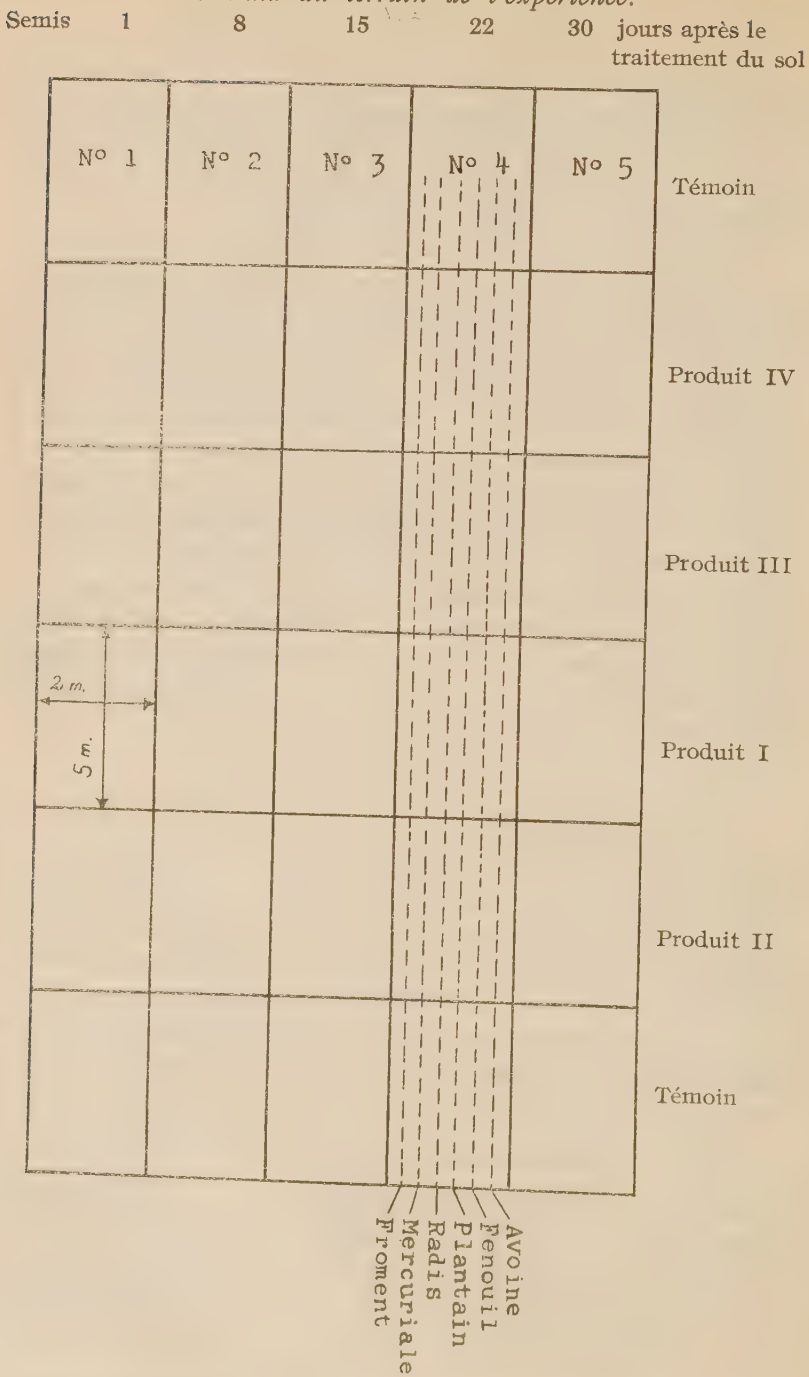
Schéma de l'expérience.

Un terrain de 30 mètres sur 11 mètres est préparé au Jardin de Botanique de l'Université de Liège. Il est fumé, bêché, roulé, selon les techniques habituelles; puis sur la plus grande longueur, on délimite six parts égales de 5 mètres chacune.

Les deux parcelles extérieures sont gardées comme témoin; les quatre parcelles intérieures sont traitées par des quantités de produits qui, ramenées en 2-4 D acide, correspondent respectivement à :

Produit I.	Ester éthylique (liquide)	1,800 Kg/hectare
Produit II.	Alkanolamine (liquide)	2,000 Kg/hectare
Produit III.	Ester éthylique (solide) (incorporé à du talc)	1,900 Kg/hectare
Produit IV.	Sel sodique	1,900 Kg/hectare

Schéma du terrain de l'expérience.



Chacune des cinq bandes reçoit les mêmes poids de graines des différents espèces, semées comme indiqué au n° 4.

Les produits I et II se présentent comme des huiles; elles sont émulsionnées soigneusement dans 10 litres d'eau; de même, le IV est dissous entièrement dans 10 litres d'eau. Puis au moyen d'un pulvérisateur ordinaire, les solutions et émulsions sont répandues les plus uniformément possible sur le sol.

Le produit III (en poudre) est répandu au moyen d'un saupoudreur.

Après traitement, le sol est ratissé légèrement, puis divisé en cinq bandes longitudinales de 30 mètres sur 2 mètres séparées l'une de l'autre par un sentier étroit; ces cinq bandes longitudinales sont numérotées de 1 à 5. Elles comportent donc toutes :

deux parcelles témoins extérieures et quatre parcelles traitées comme nous venons de le dire (voir schéma).

Les graines sont semées en ligne de 30 mètres, à travers toutes les parcelles traitées et les parcelles témoins. Les mêmes espèces et les mêmes quantités de graines, par espèces, sont introduites dans chaque bande longitudinale à des moments successifs : les 5 avril, 13 avril, 21 avril, 28 avril, le 6 mai 1949, soit dans l'ordre de : 1 jour, 8 jours, 15 jours, 22 jours et 30 jours, après le traitement des parcelles par les produits.

Voici les espèces et quantités de graines utilisées par bande longitudinale :

250 gr. Avoine (*) : 7.000 graines (1 gr. = 28 graines)

10 gr. Fenouil : 1.300 graines (1 gr. = 130 graines)

13 gr. Plantain : 2.600 graines (1 gr. = 200 graines)

30 gr. Radis : 3.000 graines (1 gr. = 100 graines)

6 gr. Mercuriale : 2.724 graines (1 gr. = 454 graines)

Le tableau I donne les conditions climatiques pendant l'expérience.

(*) Noms latins : *Avena sativa* L. — *Foeniculum vulgare* Mitles.— *Plantago lanceolatus* L. — *Raphanus sativus* L. — *Mercurialis annua* L.

TABLEAU I

Les conditions climatiques pendant l'expérience sur la durée d'activité des produits herbicides dans le sol.

Date		Température de la journée
5-4-49	temps couvert, soleil et pluie	18 degrés C.
6-4-49	temps couvert, pluie	18 »
7-4-49	temps couvert, pluie	14 »
8-4-49	vent froid, pluie, peu de soleil	10 »
9-4-49	vent froid, pas de soleil	6 »
10-4-49	soleil	15 »
11-4-49	beau	19 »
12-4-49	beau	18 »
13-4-49	beau	20 »
14-4-49	beau	20 »
15-4-49	beau	20 »
16-4-49	beau et très chaud	27 »
17-4-49	beau	28 »
18-4-49	beau	27 »
19-4-49	beau	24 »
20-4-49	beau	20 »
21-4-49	beau	20 »
22-4-49	beau	20 »
23-4-49	beau	20 »
24-4-49	beau	20 »
25-4-49	beau	18 »
26-4-49	beau	18 »
27-4-49	beau	20 »
28-4-49	beau	22 »
29-4-49	beau assez nuageux	18 »
30-4-49	beau	15 »
1-5-49	vent du nord assez chaud	20 »
2-5-49	vent du nord tempéré	15 »
3-5-49	vent du nord chaud	26 »
4-5-49	vent du nord chaud	25 »
5-5-49	pluie et vent, temps couvert	20 »
6-5-49	temps couvert pas de pluie	15 »
7-5-49	beau temps peu de soleil	16 »
8-5-49	pluie	14 »
9-5-49	averses	12 »
10-5-49	averses	14 »

TABLEAU I *(suite)*

Date		Température de la journée
11-5-49	beau	22 degrés
12-5-49	beau	24 »
13-5-49	beau	22 »
14-5-49	averses	15 »
15-5-49	chaud	22 »
16-5-49	chaud	22 »
17-5-49	brumeux	15 »
18-5-49	assez froid	16 »
19-5-49	brumeux	16 »
20-5-49	couvert	16 »
21-5-49	brumeux	22 »
22-5-49	brumeux	17 »
23-5-49	temps couvert, pluie	23 »
24-5-49	temps couvert, pluie	21 »
25-5-49	beau, sec, pluie le soir	17 »
26-5-49	pluie	17 »
27-5-49	pluie fine	17 »
28-5-49	beau	23 »
29-5-49	pluvieux	17 »
30-5-49	brumeux	15 »
31-5-49	brumeux	17 »
1-6-49	chaud	20 »
2-6-49	chaud	22 »
3-6-49	temps couvert	de 6 à 18 degrés
4-6-49	temps couvert, pluie	6 à 19 »
5-6-49	soleil	5 à 25 »
6-6-49	soleil (très chaud)	13 à 30 »
7-6-49	soleil (très chaud)	15 à 30 »
8-6-49	soleil (très chaud) pluie à la soi-	15 à 27 »
9-6-49	temps couvert (pluie) [rée	14 à 15 »
10-6-49	temps couvert	14 à 20 »
11-6-49	temps couvert	14 à 20 »
12-6-49	couvert-à-beau	14 à 20 »
13-6-49	temps beau	14 à 27 »
14-6-49	temps beau ciel couvert	13 à 21 »
15-6-49	nuageux et pluie	7 à 19 »

TABLEAU I (*suite*)

Date		Température de la journée
16-6-49	beau assez froid la nuit	5 à 27 degrés
17-6-49	beau assez froid la nuit	5 à 24 »
18-6-49	beau assez froid la nuit	5 à 24 »
19-6-49	beau	11 à 22 »
20-6-49	beau	10 à 20 »
21-6-49	temps beau (vent du nord)	10 à 30 »
22-6-49	temps beau (vent du nord)	11 à 27 »
23-6-49	temps beau (vent du nord)	7 à 22 »
24-6-49	temps beau (vent du nord)	7 à 25 »
25-6-49	temps beau	7 à 27 »
26-6-49	temps beau	7 à 30 »
27-6-49	beau et chaud	7 à 31 »
28-6-49	beau et chaud	12 à 30 »
29-6-49	beau et chaud	12 à 25 »
30-6-49	brumeux	14 à 22 »

OBSERVATIONS

Les observations suivantes sont faites dans chaque bande à intervalles réguliers :

Germination : a) *Retard* par rapport aux témoins

b) *Pourcentage* des plantes levées par rapport aux témoins.

Croissance : hauteur, nombre de feuilles et poids frais des plantes par rapport aux Témoins.

Le 28 mai des photographies sont prises des différentes parcelles. Enfin, les 3, 10, 20, 28 juin et le 1er juillet 1949, c'est-à-dire environ 60 jours après chacune des 5 séries de semis, on prélève sur la largeur de chaque parcelle une bande de végétation de 10 cm de large, on compte et on pèse les plantes ainsi récoltées, après les avoir soigneusement débarrassées de la terre accolée aux racines.

RÉSULTATS

1. *Semis du 5 avril* :

Les graines de ce semis ont été mises en contact avec le sol 1 jour après le traitement de la bande du terrain réservée à cet essai. On constate, par rapport aux témoins, plusieurs faits caractéristiques :

a) *Un retard dans la germination* :

L'Avoine commence à germer avec 2 jours de retard.

TABLEAU II

Nombre de jours nécessaires pour la germination des espèces semées le 5 avril 1950 sur les différentes parcelles (1)

Parcelles	Mercuriale	Radis	Plantain	Fenouil	Avoine
Témoin	13 régulier	8 régulier	9 régulier	13 régulier	9 régulier
Produit I. Ester Ethylique liquide	14 irrégul.	14 quelq.ger.	13 irrégul.	15 irrégul.	11 irrégul.
Produit II. Alkanolamine	14 irrégul.	18 quelq.germ.	13 irrégul.	15 début de germinat. irrégul.	11 mauvaise germinat.
Produit III. Ester Ethylique poudre	14 irrégul.	18 quelq.germ.	13 irrégul.	19 quelq.germ.	11 irrégul.
Produit IV. Sel Sodique du 2-4 D	14 irrégul.	18 quelq.germ.	11 irrégul.	18 quelq.germ.	11 mauvaise germinat.
Témoin	13 régulier	8 régulier	9 régulier	13 régulier	9 régulier

(1) Le stade examiné ici est celui de la levée, apparition des plantules à la surface du sol.

Toutes les Dicotylées subissent un retard plus ou moins important selon les espèces :

Radis	6-10 jours
Fenouil	2- 6 jours
Plantain	2- 4 jours
Mercuriale	1 jour

Le tableau II donne les résultats de chaque observation. Ce sont les graines de Radis et de Fenouil qui sont les plus sensibles aux produits qu'on vient de vaporiser sur le sol. Les quelques plantules de Radis qui sont apparues n'évoluent pas et meurent très rapidement.

b) *Un pourcentage diminué de germination* :

Comme les quantités de graines semées dans chaque parcelle sont pareilles, nous sommes autorisés à évaluer comparativement le pourcentage de levée.

Le relevé en a été fait au début de mai soit 25 jours après le semis.

Si on représente par 100 le nombre de germination dans les parcelles témoins, on a pour les espèces se trouvant dans les parcelles vaporisées, avec les différents produits, des chiffres consignés au tableau III.

Dans ce tableau, on constate que le traitement du sol par les différents produits, diminue le pourcentage de germination de manière sensible pour un grand nombre d'espèces et que, pour certaines, comme le Radis, il provoque, la mort des plantules.

Les semis naturels que nous avons laissé systématiquement se développer entre les lignes ainsi que les reprises de rhizomes non détruits par le bêchage, comportent un assez grand nombre d'espèces différentes. La terre du Jardin Botanique est en effet fort riche à ce point de vue. Nous avons pensé que la réaction de toutes ces plantes aux herbicides pourrait nous apporter un supplément d'informations intéressantes.

TABLEAU III

Pourcentage du nombre de plantules visibles par rapport aux témoins 25 jours après le semis

Parcelles	Mercuriale	Radis	Plantain	Fenouil	Avoine	Autres végétaux en semis naturel
Témoin	100	100	100	100	100	100
Produits I.	80	5 morts	80	25	30 Fe jaune	25
II.	75	2 morts	75	10	20 Fe jaune	40
III.	80	5 morts	80	20	40 Fe jaune	20
IV.	80	2 morts	80	10	20 bcp de morts	40
Témoin	100	100	100	100	100	100

Légende : Fe = feuille
bcp = beaucoup.

Nous avons repéré comme mauvaises herbes de semis naturel ou de reprises de rhizome :

Anagallis arvensis L. — Mouron
Agropyrum caninum — Chiendent
Nicotiana tabacum L. — Tabac
Senecio vulgaris L. — Seneçon
Lapsana communis L. — Lampsane
Ranunculus repens L. — Renoncule rampante
Malva sylvestris L. — Mauve
Solanum nigrum L. — Morelle noire
Chenopodium album L. — Chenopode
Convolvulus arvensis L. — Liseron
Sonchus oleraceus L. — Laiteron

Parmi les plantules des espèces des semis spontanés, nous avons remarqué que certaines sont très résistantes à l'act on des herbicides dans le sol : la Mercuriale, le Liseron, le Chiiendent, le Chenopodium et que d'autres comme la Renoncule sont très atteintes.

Nous n'avons pu faire de numération pour chacune de ces mauvaises herbes; mais, nous avons apprécié en bloc le nombre de germinations. Les chiffres montrent une nette diminution globale du pourcentage de germination.

L'Avoine a subi un déficit de germination dans les diverses parcelles traitées, particulièrement dans celles traitées par :

le sel sodique et l'alkanolamine où il y a assez bien de mortalité parmi les germinations.

Nous avons par ailleurs constaté un fait analogue avec d'autres hormones d'application.

Pour les Dicotylées, l'ordre croissant de résistance à la présence d'herbicide dans le sol depuis un jour, peut s'établir comme suit :

Radis	*Fenouil*	*Mercuriale*	*Plantain*
aucune plantule	10-25 % de plantules vivantes	50-80 % de plantules vivantes	75-80 % de plantules vivantes

On voit clairement ici combien la variation des plantes, dans la résistance aux herbicides, est considérable. Elle intéresse, non seulement les espèces mais aussi les variétés d'une même espèce. Il en est surtout ainsi pour les plantes cultivées qui sont utilisées en nombreuses variétés. Certaines variétés d'Avoine, par exemple, sont très résistantes; d'autres variétés sont très sensibles !*(au stade germinatif s'entend)*. Il en est qui résistent moins que des Dicotylées. Nous en avons ici un exemple avec les Plantains dont les plantules ont souffert beaucoup moins que la variété d'Avoine utilisée. (Avoine : Espoir de Gembloux).

Il convient donc, de tirer des conclusions sur la toxicité et l'utilisation des hormones d'application après avoir expérimenté avec un aussi grand nombre que possible d'espèces végétales.

c) *Croissance des plantules* :

Toutes les plantes, Monocotylées comme Dicotylées, présentent dans les parcelles traitées avant semis un développement végétatif beaucoup moins considérable que dans les parcelles témoins.

Dans ces parcelles témoins, *après un mois*, le sol est entièrement recouvert de la végétation serrée des plantes semées en lignes et des plantes de semis naturel. Dans les parcelles traitées, on voit partout des plaques de sol nu, les plantes y sont petites; elles ont peu de feuilles; elles ont une croissance fortement ralentie et un système radiculaire court.

Chez les Monocotylées, les Avoines des parcelles traitées accusent un retard très considérable de croissance. Elles sont particulièrement basses; les racines déficientes, les feuilles jaunies, quelques unes déformées, filiformes. D'assez nombreuses plantes (surtout dans la parcelle sel sodique du 2-4 D) sont mourantes.

Les Froments, dans les parcelles traitées, présentent également un système radiculaire beaucoup moins bien développé que dans les témoins et à cause de cette déficience ont été en grande partie déracinés par les oiseaux.

Chez les Dicotylées : la végétation est plus retardée que chez les Monocotylées. Nous avons déjà signalé que tous les Radis sont morts; le Fenouil n'a guère dépassé le stade cotylédonnaire.

Dans les témoins, les jeunes plantes sont déjà très feuillues. On trouvera dans le tableau IV un relevé général des mesures de la taille et le nombre des feuilles dans les différentes espèces semées et examinées un mois après le semis.

Le 28 mai soit 53 jours après le semis, les différentes parcelles de la bande n° 1 ont l'aspect représenté sur les fig. 1 à 6.

Si les deux témoins étalent une véritable prairie, les parcelles traitées, au contraire, montrent de larges plaques dénudées. Radis et Fenouil sont inexistants, Plantain et Mercuriale, aussi bien semés que spontanés, ont survécu et constituent la majeure partie de la couverture, mais avec un retard de végétation considérable.

Fig. 1 — Témoin

Fig. 2 — Sel sodique du 2-4 D. (Produit IV)

Fig. 3 — Ester éthylique du 2-4 D (Produit III en poudre)

Fig. 7

Fig. 8

Fig. 9

Fig. 13

Fig. 14

Fig. 15

Alkanolamine du 2-4 D. (Produit II)

Fig. 4

Fig. 10

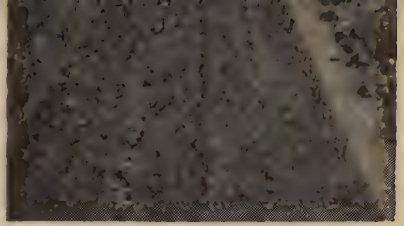


Fig. 16

Ester éthylique du 2-4 D. (Produit I liquide)

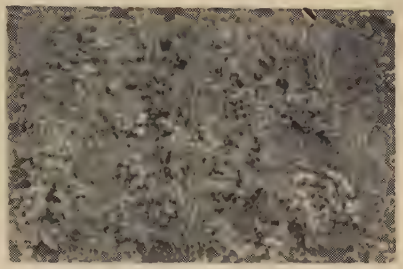


Fig. 5

Fig. 11

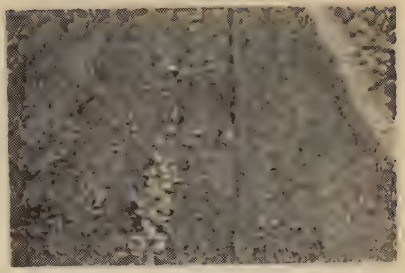
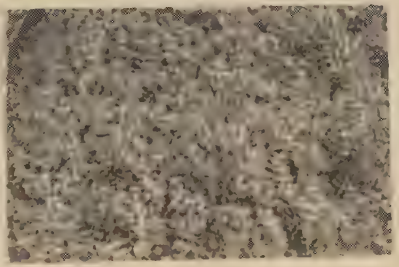


Fig. 17

Témoin.



Parcelle 1 Fig. 6
Ensemencée le 5-4-40 (1 jour après le traitement du sol nu).

Parcelle 3. Fig. 12
Ensemencée le 21-4-49 (15 jours après le traitement du sol nu).
Dans chaque parcelle, de gauche à droite: Froment, Mercuriale, Radis, Plantain, Fenouil. Avoine.

Parcelle 5 Fig. 18
Ensemencée le 6-5-49 (30 jours après le traitement du sol nu).

Photos R. SAUVEUR
du 28-5-1949

TABLEAU IV

Etat des plantes après 30 jours sur les parcelles traitées par les Herbicides un jour avant le semis

Parcelles	Mercuriale	Radis	Plantain	Fenouil	Avoine
Témoin	14 cm. 6-8 feuil.	12 cm. 4 feuil.	14-15 cm. 4-5 feuil	9-11 cm. 5-7 feuil.	17-30 cm. 5 feuilles
Produits I.	3-8 cm. 2-6 feuil.	0	4-9 cm. 2 feuil.	2-6 cm. 2 cotyl.	5 cm. plantes jaunies 2 4-feuilles
II.	4-10 cm. 2-6 feuil. (préflor.)	0	4-10 cm. 2-4 feuil.	2-7 cm. 1-2 feuil.	5-16 cm. plantes jaunies 2-4 feuilles
III.	2-8 cm. 2-6 feuil.	0	4-10 cm. 2-4 feuil.	2-7 cm. 1-2 feuil.	2-18 cm. 2-4 feuilles
IV.	3-9 cm. 2-6 feuil.	0	3-9 cm. 2-6 feuil.	2-8 cm. 2 feuilles	3-16 cm. plantes jaunies 2-4 feuilles
Témoin	15-17 cm. 6-8 feuil.	8-10 cm. 4 feuil.	10-12 cm. 6 feuil.	5-11 cm. 5-7 feuil.	10-30 cm. 2-5 feuil.

Légende : feuil. = feuille
cotyl. = cotylédon
préflor. = préfloraison

Les Avoines ont repris quelque vigueur sauf dans la parcelle traitée au 2-4 D sel sodique où elles restent décidément chétives.

d) *Evaluation en poids frais de la croissance.*

Le 3 juin 1949, soit 60 jours après le semis, on prélève dans chaque parcelle toute la végétation qui y a poussé, sur une bande longitudinale de 10 cm. de large. Cette bande est localisée à un endroit qui représente approximativement la moyenne de l'aspect de la parcelle. On pèse séparément, après nettoyage, chacune des espèces semées et en bloc le restant de la végétation.

Les chiffres de cet examen sont reproduits au tableau suivant n° V.

TABLEAU V

RÉSULTATS SUR SOL VAPORISÉ 1 JOUR AVANT LES SEMIS

Poids des plantes récoltées sur une bande de 10 *cm de large dans chaque parcelle* 60 *jours après le semis* (en gr frais.).

	Témoin	Produit I.	Produit II.	Produit III.	Produit IV.
Poids total des plantes Dicotylées	722	274	369	278	301
Plantes semées	246	108	131	89	86
Plantes de semis naturels	476	166	238	189	215,5
Avoine	132	21	79	75	18

Si nous rapportons à 100 de poids frais la végétation des Dicotylées et de l'Avoine dans les parcelles témoins, nous avons dans les différentes parcelles traitées respectivement pour les Dicotylées et l'Avoine :

Produits	*Dicotylées*	*Avoine*
I.	37	15
II.	51	60
III.	38	57
IV.	41	13
Témoins	100	100

Il ne faut, bien entendu, attribuer à ces chiffres que la valeur d'une simple indication. Il serait bien intéressant de pouvoir répéter l'expérience dans des conditions strictement contrôlées,

qui seules permettraient de chiffrer toutes conditions égales, d'ailleurs, la toxicité relative des herbicides introduits dans le sol avant le semis.

En conclusion, nous dirons que le traitement de la terre nue 1 jour avant le semis n'empêche pas toute germination de graines Mono ou Dicotylées, mais il la diminue dans des proportions considérables, et de plus il est manifestement néfaste aux semis de céréales Froment et Avoine.

2. *Semis successifs du 13 avril, 21 avril, 28 avril, 6 mai.*

Pour éviter des répétitions fastidieuses, nous représenterons en un tableau unique (tableau VI) les observations de *délai de germination*, observés dans les quatre autres parcelles semées respectivement 8, 15, 22, 30 jours après le traitement du sol par les divers produits.

L'examen de ce tableau permet quelques constatations intéressantes :

a) *Retard dans la germination* : Pour les Monocotylées, Avoine et Froment, semées 8 *jours* après le traitement du sol, il n'y a plus guère de retard apparent dans la germination des graines.

Pour les Dicotylées peu résistantes comme le Radis et le Fenouil, le retard à la germination se maintient pendant plusieurs semaines, car dans la plate-bande nº 5, les graines de Radis semées 30 *jours* après le traitement du sol, manifestent encore un retard évident de germination : 15 jours après le semis, la rangée des Radis est beaucoup plus fournie et à plantes plus développées dans les parcelles témoins que dans les parcelles traitées.

C'est le Weedar (Produit II) qui retient le plus longtemps son activité toxique *dans le sol*, pour le Radis.

Pour le Fenouil, dans les parcelles semées 8 et 15 jours après le traitement du sol, le retard à la germination se maintient nettement; ensuite, il diminue et n'existe pratiquement plus dans la parcelle semée 30 jours après le traitement du sol.

Pour une plante résistante, comme le Plantain, il s'est produit un phénomène curieux : les graines semées dans la plate-bande 2,

TABLEAU VI

Nombre de jours de retard de germination par rapport aux Témoins dans les parcelles traitées aux différents produits

Parcelles		2	3	4	5
Semis après le traitement du sol		8 jours	15 jours	22 jours	30 jours
Produits	Froment	0	0	0	0
	Mercuriale	1	0	0	0
I.	Radis	2	2	2	1
	Plantain	0	0	1	0
	Fenouil	3	2	1	0
	Avoine	0	0	0	0
	Froment	0	0	0	0
	Mercuriale	0	0	0	0
II.	Radis	2	2	2	2
	Plantain	— 3	0	1	0
	Fenouil	5	4	1	0
	Avoine	0	0	0	0
	Froment	0	0	0	0
	Mercuriale	1	0	0	0
III.	Radis	2	2	2	1
	Plantain	— 3	0	1	0
	Fenouil	4	2	1	0
	Avoine	0	0	0	0
	Froment.	0	0	0	0
	Mercuriale	6	0	0	0
IV.	Radis	–	2	2	1
	Plantain	— 2	0	1	0
	Fenouil	5	2	1	0
	Avoine	0	0	0	0

Légende : — quelques germinations tardives

—2, —3 signifient que les graines ont germé plus tôt que dans les témoins.

(8 jours après le traitement du sol); dans les parcelles II (— 3 jours), III (— 3 jours) et IV (sel sodique) (— 2 jours) ont germé plus tôt que dans les témoins. Cependant, les plantes ont évolué plus lentement ainsi qu'en témoigne le relevé des tailles fait *30 jours* après le semis :

Témoin : 15 cm Produits I : 7 cm II : 4-9 cm
III : 5-10 cm IV : 5-7 cm.

Ensuite dans les plates-bandes 3, 4, 5, semées respectivement 21, 28 et 30 jours après le traitement du sol, les Plantains ne révèlent aucune différence avec le témoin en ce qui concerne le délai de germination.

Ces faits montrent la grande spécificité d'action toxique des hormones d'application vis-à-vis des diverses espèces. Les unes ne réagissent plus du tout, lorsque on les sème dans un sol 30 jours après avoir traité ce dernier; les autres réagissent au contraire encore très fortement (Radis).

b) *Pourcentage relatif de germination* : On trouvera dans le tableau VII les chiffres approximatifs que nous avons établis par rapport au témoin = 100, du nombre des plantules dans les différentes parcelles traitées le 4 avril et semées 8, 15, 22 et 30 jours après ce traitement.

Le nombre de plantules apparues dans chaque espèce augmente au fur et à mesure que le semis est éloigné de la date du traitement.

L'examen des chiffres de la parcelle 5 (30 jours) montre que seuls le Radis et Fenouil présentent encore un certain déchet de germination et de croissance.

c) Les séries de photographies prises respectivement de la parcelle 3 ensemencée 15 jours après le traitement du sol et de la parcelle 5 semée 30 jours après le traitement du sol montrent de façon fort nette plusieurs faits : (fig. 7 à 12 et 13 à 18).

1. *Parcelle* 3 ensemencée 15 jours après le traitement du sol. Les photographies (fig. 7 à 12) sont prises le 28 mai soit 36 jours après le semis.

TABLEAU VII

POURCENTAGE DE GERMINATION

trente jours après le semis dans les parcelles

N° des parcelles		2	3	4	5
Semis après le traitement du sol		8 jours	15 jours	22 jours	30 jours
Témoin	Froment	100	100	100	100
	Mercuriale	100	100	100	100
	Radis	100	100	100	100
	Plantain	100	100	100	100
	Fenouil	100	100	100	100
	Avoine	100	100	100	100
Produits I.	Froment	—	—	—	100
	Mercuriale	90	90	90	100
	Radis	10	25	40	40
	Plantain	85	90	90	100
	Fenouil	20	30	35-40	60
	Avoine	50	90	—	100
II.	Froment	100	100	95	100
	Mercuriale	80	80	90	100
	Radis	10	20	25	24—
	Plantain	80	90	90	100
	Fenouil	10	20	20	60
	Avoine	50	90	90	100
III.	Froment	—	—	95	100
	Mercuriale	80	80	90	100
	Radis	20	25	20	30
	Plantain	80	90	30	100
	Fenouil	20	20	20	60
	Avoine	60	90	90	100
IV.	Froment	—	—	95	100
	Mercuriale	80	80	90	100
	Radis	8	20	25	30
	Plantain	70	80	90	100
	Fenouil	10	30	40	60
	Avoine	40	90	90	100

En dehors des plantes semées, il y a peu de plantes venues soit de semis naturel, soit de rejets ; tout ce qui se trouvait vivant dans le sol au moment du traitement a été en majeure partie éliminé ou retardé tandis que dans les parcelles témoins tout ce qui était vivant dans le sol a commencé (ou recommencé) sa végétation au moment du semis.

On peut considérer que dans les parcelles traitées les plantes spontanées proviennent soit de graines qui ont été apportées après le traitement du sol, soit de graines ayant, comme dans les parcelles de la série I, échappé au contact des herbicides, soit de rejet de bulbes ou rhizomes.

En tous cas, dans les parcelles traitées notamment au Weedar (produit II) et au sel sodique (produit III), le sol a été considérablement nettoyé et ne porte guère de végétation en dehors des graines semées.

On peut donc conclure que le traitement a été efficace quant au nettoyage du sol.

2. *Parcelle* 5 ensemencée 30 jours après le traitement du sol.

Les photographies (fig. 13 à 18) sont prises 22 jours après le semis.

Elles confirment de manière très nette ce que nous avons dit page 304 à propos du tableau VII.

C'est dans la portion du terrain traitée à l'Alkanolamine (Weedar) que les Radis sont les plus clairsemés et les plus retardés dans leur croissance. Le Fenouil manifeste un retard de croissance bien marqué ; quant au Plantain et à la Mercuriale, ils apparaissent très semblables à ceux des bandes témoins. Celles-ci portent en outre plus de plantes spontanées que les bandes traitées au Weedar et au Sel sodique. Ce fait sera nettement établi par les mesures de poids dont nous allons parler.

d) *Evaluation en poids de la croissance* :

Nous avons déjà donné (page 301) les résultats des pesées pour les parcelles semées 1 jour après le traitement du sol (sans y faire figurer naturellement les Radis qui n'existaient dans

aucune de ces parcelles). Ces chiffres montrent clairement l'influence considérable des herbicides, donnés de cette manière.

Nous exposerons ici, les résultats obtenus sur les parcelles semées 30 jours après le traitement du sol (parcelle 5) qui constituent en quelque sorte, la fin du phénomène de toxicité des herbicides dans le sol. Nous avons, comme pour le premier prélèvement, choisi, 60 jours après le semis, une bande de 10 cm de large, présentant dans chaque parcelle un aspect moyen de la végétation.

Nous séparerons les poids des Radis récoltés de ceux de l'ensemble des Dicotylées semées. De plus, comme précédemment, nous donnons à part le poids total des plantes du semis naturel.

Le tableau VIII permet quelques comparaisons intéressantes :

1) Les plantes de diverses espèces semées 1 jour après le traitement du sol végètent beaucoup moins bien que dans un sol témoin et pèsent en gr. (60 jours après le semis) :

Témoin	*Produits* : *I*	*II*	*III*	*IV*
246	108	130	89	86

La même quantité de graines semées 30 jours après le traitement du sol (à part le Radis) a une végétation sensiblement pareille en poids frais à celle des témoins. (On ne peut bien entendu comparer que les résultats d'une même SÉRIE. Ceux des séries différentes ne présentent aucun point de comparaison; car les végétations dépendent du premier chef des conditions météorologiques).

60 jours après le semis, elles pèsent en gr. :

Témoin	*Produits* *I*	*II*	*III*	*IV*
107	101	113	107	100

2) Le Radis constitue véritablement la plante type pour étudier *quantitativement* l'activité des herbicides. Il répond à des doses auxquelles beaucoup d'autres plantes sont insensibles;

TABLEAU VIII

Poids frais en gr. de plantes récoltées sur une bande de 10 cm. de large après 60 jours de végétation dans les parcelles 1 et 5 semées respectivement 1 jour et 30 jours après le traitement du sol.

Parcelles	Témoins		Produits I.	Produits II.	Produits III.	Produits IV.
	Plantes Dicotylées					
I.						
semées un	Semées	246	108	130	89	86
jour après le	(Radis non compris)		0	0	0	0
traitement	Semis natur.	476	166	238	189	215
		722	274	368	278	301
	Plantes Dicotylées					
5.						
semées 30	Semées	107	101	113	107	100
jours après	Radis	455	188	33	126	287
le	Semis naturel	160	232	85	181	110
traitement		722	521	231	414	497
Total sans les Radis		267	333	198	288	210
	Avoine					
1.		132	21	79	75	18
5.		117	135	112	143	98

du moins dans son état jeune et jusqu'à la tubérisation car, des expériences récentes nous ont montré qu'après le stade de tubérisation, il est beaucoup plus résistant.

Les graines de Radis semées immédiatement après le traitement du sol ne donnent aucune végétation. Semées 30 jours après le traitement, elles donnent en gr. frais :

Témoin	*Produits I*	*II*	*III*	*IV*
455	188	33	126	287

Nous ne pouvons attribuer aux chiffres une valeur absolue. Des expériences de ce genre, pour être valables entièrement, doivent être réalisées dans des conditions extérieures strictement contrôlées. Mais, nous sommes autorisés à conclure qu'après 30 jours il reste dans le sol suffisamment d'herbicide pour retarder considérablement la végétation des Radis et tout particulièrement dans la parcelle traitée au produit II (Alkanolamine du 2-4 D).

3) Les plantes que nous avons choisies et systématiquement semées comportaient deux espèces sensibles, comme le Radis et le Fenouil, et deux espèces résistantes, comme le Plantain et la Mercuriale.

D'autre part, les espèces de semis naturel ou de reprises de rhizomes dont le hasard a richement peuplé les parcelles, dans un cadre aussi exposé que celui du Jardin Botanique comportaient des plantes de résistances très variables. Ces espèces, que nous avons laissées et observées, apportent dans nos résultats des fluctuations qu'il convient de signaler.

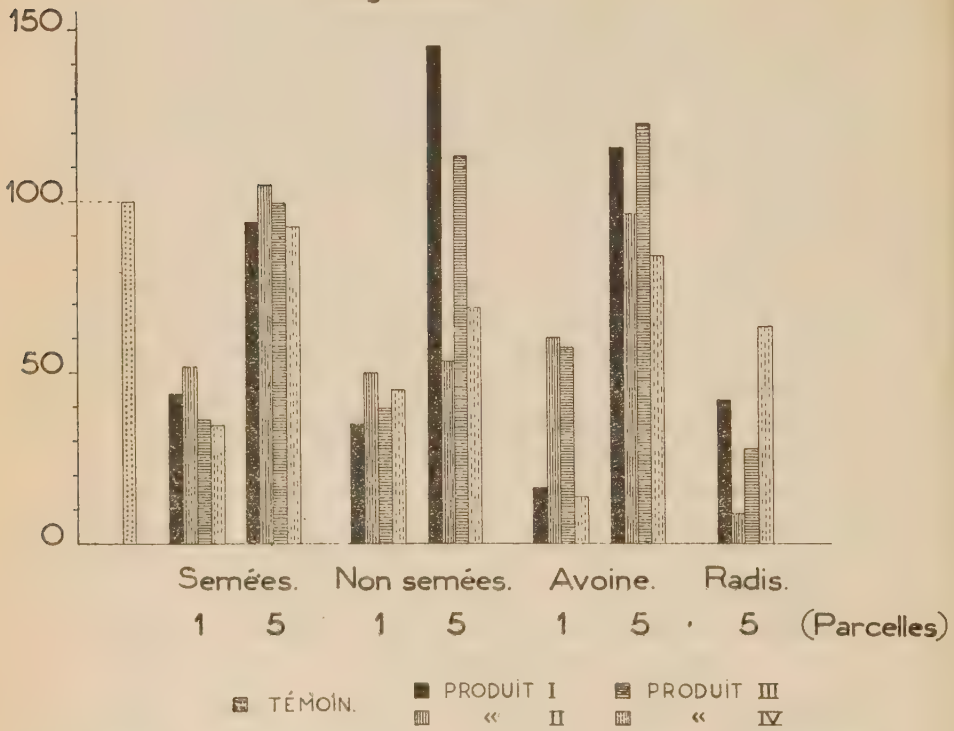
Ainsi, les plantes de semis spontanés ont donné en poids :

	Témoin	*Produits I*	*II*	*III*	*IV*
Parcelle 1.	476	166	238	189	215
Parcelle 5.	160	232	85	181	110

Il est clair que les plantes poussant sur le sol 30 jours après le traitement de celui-ci, ne subissent pas de retard appréciable de végétation sauf pour la plate-bande traitée au produit II où la toxicité semble s'être maintenue longtemps (voir diagramme n° I).

Un examen attentif du dépliant de photographies réalisées le 25 mai (20 jours après le semis — fig. 13 à 18), permet d'ailleurs de se rendre compte que dans les parcelles traitées au Weedar et semées 30 jours après le traitement, le semis NATUREL est moins dense qu'ailleurs; cela signifie, évidemment, que l'herbicide a éliminé plus de germinations spontanées (appartenant vraisemblablement à des espèces sensibles) que les autres produits.

Diagramme II



Pourcentage évalué en gr. (témoin = 100) de plantes semées, spontanées d'Avoine, de Radis 60 jours après les semis dans des parcelles traitées aux herbicides sélectifs.

1 = parcelles semées 1 jour après le traitement.
5 = parcelles semées 1 mois après le traitement.
Produit I = ester du 2-4 D liquide.
» II = alkanolamine du 2-4 D.
» III = ester du 2-4 D en poudre.
» IV = sel sodique du 2-4 D.

CONCLUSIONS

1. — Les graines de Monocotylées (Avoine-Froment) et de Dicotylées (div. sp.), semées immédiatement après traitement du sol nu par divers herbicides à base de 2-4 D et à la dose approximative de 2 Kg. par hectare, sont considérablement inhibées dans leur germination ou retardées dans leur croissance.

Certaines espèces particulièrement sensibles comme le Radis, *Raphanus sativus* L., sont totalement inhibées; même les plantules issues des quelques graines germées meurent rapidement.

3. — Semées 30 jours après le traitement du sol les Monocotylées (Avoine-Froment) ne manifestent aucun retard ni de germination, ni de végétation. Parmi les Dicotylées, certaines espèces particulièrement sensibles comme le Radis et le Fenouil manifestent encore un retard appréciable de végétation.

Pour les Dicotylées résistantes, la réponse est la même que pour les Monocotylées.

4. — Des divers produits essayés (1) : ester alkylé, alkanolamine, sel sodique, c'est l'Alkanolamine (Weedar) qui conserve le plus longtemps son activité dans le sol, si l'on emploie comme test biologique le Radis.

14 août 1949.

Université de Liège,
Institut de Botanique,
Centre de Recherches des Hormones végétales. (IRSIA)

---

(1) Les produits utilisés dans ce travail ont été aimablement fournis par la Société belge de l'Azote (Ougrée).

(6440) Ceuterick, 66, rue Vital Decoster, Louvain.

Extrait du Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège
N° 12 — 1950

Influence des hormones d'application ajoutées en diverses concentrations aux milieux de culture du Mycélium de Agaricus Hortensis (Cooke) Albida, Lange

PAR

Mme M. BOUILLENNE-WALRAND et L. EVRARD

Dans un travail en voie de publication, l'une de nous (1) s'est attaché à rechercher les conditions de vie du mycélium issu soit des spores de *Agaricus Hortensis*, soit du bouturage des carpophores de cette même espèce. Elle a pu mettre au point un milieu entièrement synthétique qui assure une croissance prospère de ces mycéliums.

Outre les métabolites habituels, ce milieu contient les microaliments de la solution nutritive de R. et M. Bouillenne (2), Ce milieu contient notamment 10 γ par litre d'hétéroauxine, dose biologique optimale assurant l'élongation des cellules.

Nous avons ainsi été amenées à rechercher l'influence possible sur la croissance du mycélium, de doses croissantes de diverses hormones d'application.

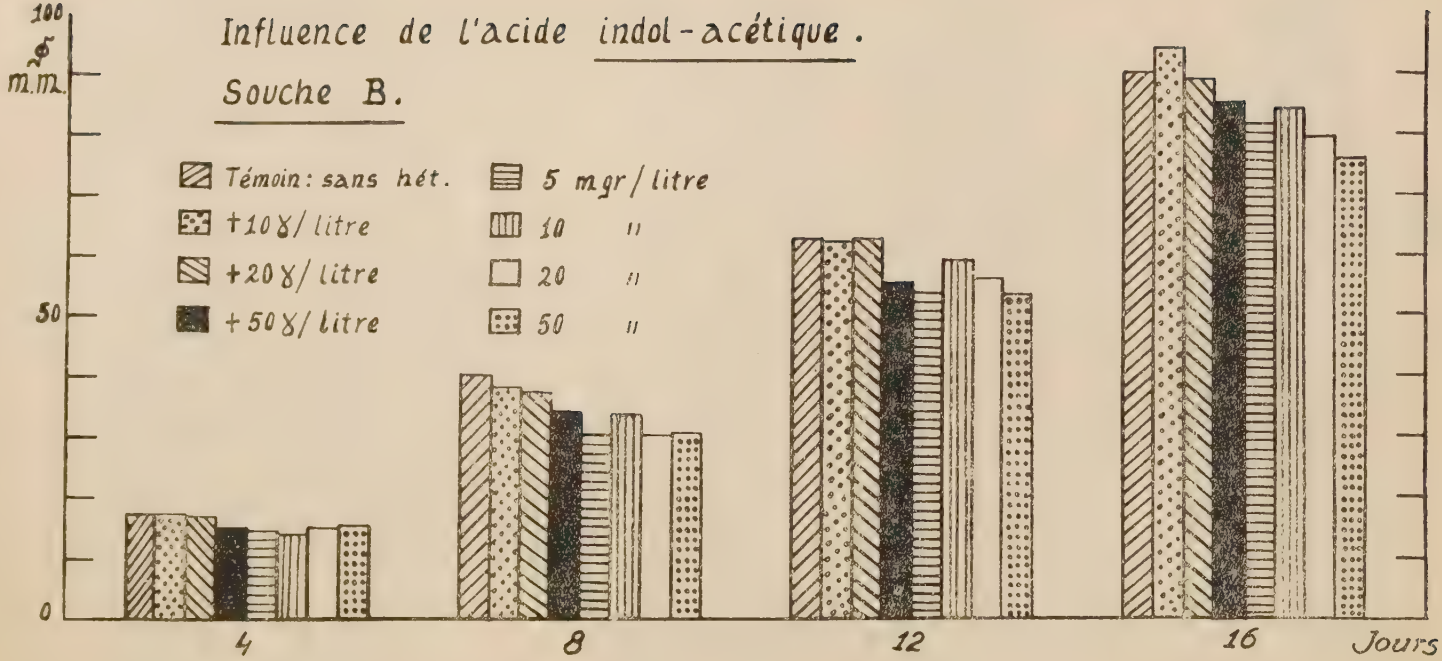
Quatre corps ont été essayés :

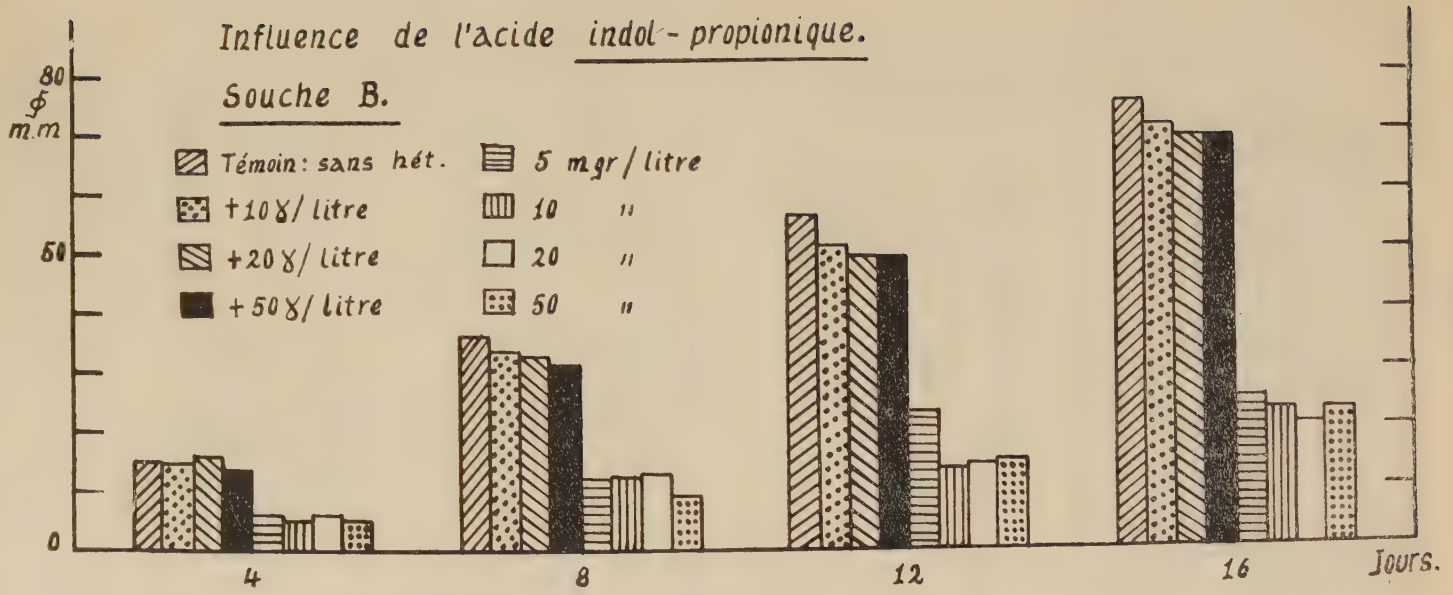
acide B indol-acétique
acide B indol-propionique
acide B indol-butyrique
acide 2-4 dichlorophénoxyacétique ou 2-4 D.

Deux séries de concentrations ont été utilisées : les concentrations dites biologiques (10 à 100 γ par litre) et les concentrations pharmacodynamiques ou réactionnelles (5 à 50 mgr. litre).

(1) L. Evard. — Etude sur la biologie du Champignon de couche *Agaricus Hortensis* (Cooke) forme *Albida* Lange(en voie de publication).

(2) R. et M. Bouillenne. La composition de ce milieu complet a été publiée. Lejeunia T. 11, 1947.


Influence de l'acide indol-acétique.
Souche B.
Témoin: sans hét.
+10 γ/litre
+20 γ/litre
+50 γ/litre
5 mgr/litre
10 "
20 "
50 "
100
50
0
m.m.
4
8
12
16
Jours


Influence de l'acide indol-propionique.
Souche B.
80
Φ m.m
50
0
Témoin: sans hét.
+10 γ/litre
+20 γ/litre
+50 γ/litre
5 mgr/litre
10 "
20 "
50 "
4
8
12
16
Jours.

Les premières (I) sont comparables aux concentrations d'hormones naturelles existant dans les végétaux et agissent principalement sur les phénomènes d'élongation cellulaire; les secondes (II) agissent comme accélérateurs des mitoses et des phénomènes d'organogenèse, mais inhibent l'élongation cellulaire.

Des doses très fortes (50 mgr à 2 gr, par litre) aboutissent à une inhibition des processus biologiques, élongation, mitoses, organogenèse; des actions toxiques et léthales se manifestent.

Les concentrations essayées dans les deux cas sont :

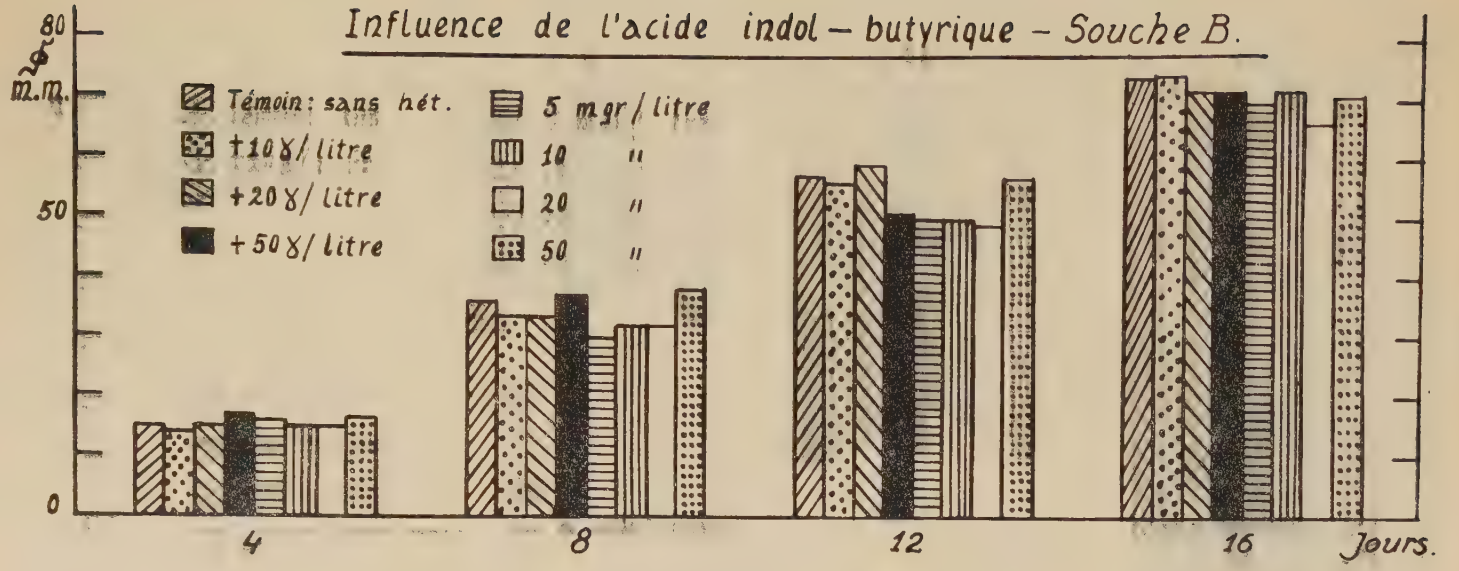
I	II
doses biologiques	doses réactionnelles
10 γ par litre	5 mgr par litre.
20 γ par litre	10 mgr par litre.
50 γ par litre	20 mgr par litre.
	50 mgr par litre.

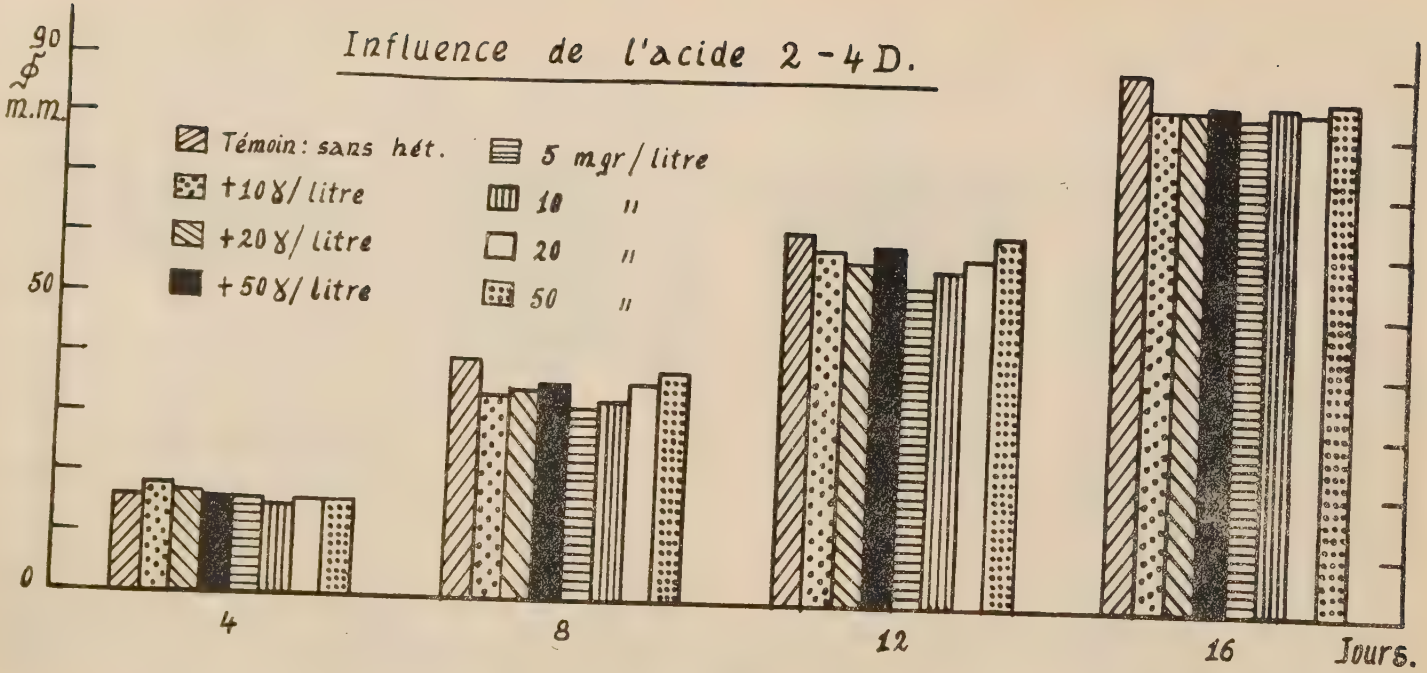
Résultats

Les diagrammes annexés donnent la mesure de la croissance dans les différents milieux. Cette mesure est exprimée par le diamètre (en mm) des cultures en boîtes Pétri, sur subtrat gélosé additionné du milieu nutritif complet dans lequel l'acide indol-acétique est remplacé par les diverses hormones d'application en concentrations diverses.

Aux concentrations biologiques pendant les douze premiers jours de culture, les substances utilisées n'ont pas d'effet favorable. Mais, à partir du 16e jour, dans le cas de l'acide indol-acétique, on observe une nette activation de la croissance due à la dose de 10 gamma °/oo et cette activation continue dans les jours qui suivent. Les mensurations ont dû être interrompues le 16e jour, la plupart des cultures ayant envahi à ce moment complètement la surface du milieu.

Aux concentrations réactionnelles, la croissance est nettement ralentie.


Influence de l'acide indol – butyrique – Souche B.
m.m.
80
50
0
Témoin : sans hét.
+10 γ/ litre
+20 γ/ litre
+50 γ/ litre
5 mgr/ litre
10 "
20 "
50 "
4
8
12
16
Jours.


Influence de l'acide 2-4 D.
90
m.m.
50
0
Témoin: sans hét.
+10 γ/litre
+20 γ/litre
+50 γ/litre
5 mgr/litre
10 "
20 "
50 "
4
8
12
16
Jours.

Dans le cas de l'acide indol-propionique, les concentrations biologiques ralentissent déjà la croissance et nous voyons qu'aux concentrations réactionnelles, l'action est très nette : la croissance est complètement arrêtée.

Ce résultat difficilement interprétable, n'a pas encore, à notre connaissance, été enregistré. Ce serait la première fois que l'acide indol-propionique aurait une action inhibitrice beaucoup plus considérable que l'acide indol-acétique.

Les acides indol-butyrique et le 2-4 D ne paraissent pas influencer la croissance du mycélium.

L'indifférence du mycélium vis-à-vis du 2-4 D est aussi un phénomène remarquable car une dose de 10 mgr/litre suffit à provoquer la parthénocarpie chez de nombreux végétaux supérieurs et celle de 50 mgr. par litre est parmi les plus fortes utilisées pour provoquer l'apparition de cals ou de racines de néoformation.

Jusqu'à présent, les auteurs qui s'occupent des substances de croissance synthétiques ont le plus généralement étudié les réactions des végétaux supérieurs. Cependant, dans nos travaux sur les herbicides sélectifs, nous avons souvent constaté que des Mousses et Marchantia paraissent indifférents à des doses qui tuent les Dicotylées. Il nous paraît donc intéressant d'examiner le comportement d'organismes inférieurs.

Dans l'étude rapportée ici, nous avons enregistré une sensibilité particulière du Champignon de couche, à l'acide Bindol-propionique.

Travail du Centre des Hormones.
Institut de Botanique — Université de Liège.
Décembre 1950.

(7878) Ceuterick Louvain.

Extrait de **LEJEUNIA, Revue de Botanique.**
Tome 14, 1950, pp. 27-31.

ÉTUDE PRÉLIMINAIRE DES ÉCHANGES RESPIRATOIRES DANS LA PLANTULE DE *IMPATIENS BALSAMINA* L.

par

Raymond NOËL
Chargé de Recherches au F. N. R. S.

Au cours des expériences réalisées sur la rhizogenèse dans les laboratoires du Professeur Bouillenne, le comportement rhizogénique des hypocotyles normaux et des hypocotyles inanitiés des plantules de *Impatiens Balsamina* L. (1) s'est révélé fort différent. Les hypocotyles normaux, cultivés en milieu nutritif, forment un nombre de racines nettement plus élevé que les hypocotyles inanitiés (2). Il en va de même dans les fragments d'hypocotyles cultivés « in vitro », mais, dans ce cas, les hypocotyles fragmentés, inanitiés ou non, forment un nombre de racines beaucoup plus élevé que les hypocotyles entiers.

Par ailleurs, on sait que de fortes doses d'hétéroauxine induisent, à leurs points d'application, dans les hypocotyles normaux, un nombre de racines plus élevé que dans les témoins non traités. Par contre, dans les hypocotyles inanitiés, aucune augmentation locale du nombre des racines ne se produit (3).

Ces faits ont suggéré au Professeur Bouillenne et à Madame Bouillenne-Walrand (4) :

(1) L'inanition consiste à amputer la plantule en germination de ses 2 cotylédons et à la maintenir en culture, pendant 8 jours, sur l'eau de la distribution et à l'obscurité complète. La touffe des racines principales est ensuite éliminée et l'hypocotyle est mis en culture sur un milieu nutritif très favorable à la croissance des racines.

(2) BOUILLENNE R. et BOUILLENNE-WALRAND M. — Contribution à l'étude des facteurs de la néoformation et de la croissance des racines. Rhizocaline. Hétéroauxine. Acides aminés. Vitamine B1. **Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.,** 71, (1), p. 43.

(3) BOUILLENNE R. et BOUILLENNE-WALRAND M. — Contribution à la théorie de la Rhizocaline. **Lejeunia,** t. 11 ; 1947.

(4) BOUILLENNE R. et BOUILLENNE-WALRAND M. — Détermination des facteurs de la Rhizogenèse. **Bull. Acad. Roy., Cl. Sc.,** 12, p. 790.

1) Que les racines formées sur le root-test inanitié révèlent un facteur rhizogénique (rhizocaline) se trouvant, dans certaines cellules du péricycle de l'hypocotyle, sous une forme fixée (5), puisqu'il ne répond pas à l'action mobilisatrice des fortes doses d'hétéroauxine ;
2) Que les racines supplémentaires apparues sur les hypocotyles non inanitiés et dont le lieu de formation peut être déplacé, révèlent l'état mobile d'un précurseur rhizocalinique qui subit ensuite une réaction de fixation, grâce à une réaction oxydative.

Pour préciser la nature du précurseur mobile, de la rhizocaline fixée et de la réaction de fixation, nous avons suivi une suggestion émise par le Professeur Plantefol, au Colloque International sur la Morphogenèse, réuni à Strasbourg en 1949 (6) :

« Il est très frappant de voir l'opposition entre les réactions des hypocotyles inanitiés et celles des hypocotyles normaux. Il est certain que le métabolisme respiratoire ne peut pas être semblable, soit en intensité, soit en quotient, dans ces deux matériels. Sans doute a-t-on dans l'inanition une phase de dégradation glucidique puis une phase protidique que peut seulement mettre en évidence une étude très précise du quotient respiratoire. La considération simultanée des conditions de quotient et d'intensité dans les deux types de matériel peut apporter une aide aux remarquables recherches du Professeur Bouillenne. Il faut savoir s'il y a espoir de quelque trouvaille dans cette voie. Peut-être cette étude pourrait-elle fournir des suggestions sur la nature de produits de dégradation mis en jeu.

La présente note a pour but d'exposer les premiers résultats des recherches que nous avons entreprises sur les rapports qui doivent exister entre la rhizogenèse et les échanges respiratoires (7).

---

(5) NOEL R. — Le facteur cellulaire dans la rhizogenèse. **Lejeunia**, t. 11, 1947.

(6) PLANTEFOL L. — Colloque international du Centre National de la Recherche scientifique sur la morphogenèse. La Rhizogenèse. **Ann. Biol.**, 26, (10), p. 1 ; 1950.

(7) Les recherches ont été réalisées à Paris, dans les laboratoires de M. le Professeur PLANTEFOL, grâce à un subside de chercheur des Echanges Culturels Franco-Belges, et l'aimable autorisation du FNRS. Nous désirons exprimer ici notre reconnaissance à ces Institutions, ainsi qu'à M. le Professeur PLANTEFOL et à M. MOYSE, chargé de Recherches au CNRS, qui ont bien voulu nous initier aux méthodes de dosage des échanges respiratoires.

Matériel et méthode

Nous avons utilisé des plantules de *Impatiens Balsamina* L, germées à l'obscurité, à 26° C., sur de l'ouate imbibée d'eau de la distribution. Ces plantules sont utilisées lorsque l'hypocotyle atteint une hauteur de 6 à 8 cm. Les recherches ont porté sur des hypocotyles entiers, isolés, des demi-hypocotyles et des fragments de 10 mm. (fragments de 10 mm. découpés au sommet et à la base des hypocotyles).

Le matériel expérimental est mis à respirer à 26° C. et à l'obscurité complète, pendant 24 heures environ.

Les méthodes employées pour l'étude des échanges respiratoires ont été décrites en détails par Plantefol et Moyse (⁸) (⁹). Nous avons utilisé, pour les dosages des gaz respiratoires, l'eudiomètre simple de Plantefol (¹⁰).

Résultats expérimentaux

A. Intensité respiratoire.

L'intensité respiratoire est exprimée en cm^3 de CO_2 émis par heure et par gramme de substance sèche ou fraîche. Les résultats sont des moyennes sur 3 essais.

Matériel employé	CO_2 émis par heure et par gr sec (en cm^3).		CO_2 émis par heure et par gr frais (en cm^3).	
	Non inanitié	Inanitié	Non inanitié	Inanitié
Hypocotyles entiers de 60-80 mm	0,89	0,58	0,025	0,015
Demi-hypocotyles				
Moitié supérieure	1,66	0,35	0,045	0,010
Moitié inférieure	1,12	0,41	0,027	0,010
Fragments de 10mm				
Pris au sommet	2,28	—	0,100	—
pris à la base	1,91	—	0,050	—

Dans le matériel non inanitié, l'intensité respiratoire de l'hypocotyle entier a une valeur moyenne normale. Les demi-hypoco-

(⁸) PLANTEFOL L. et MOYSE A. — Un appareil universel d'extraction des gaz et un manomètre comparateur, utilisés dans l'analyse des échanges gazeux **Ann. Biol.**, 26, (10), p. 1, 1950.

(⁹) MOYSE A. — Respiration et métabolisme azoté. Herman, Paris, 1950.

(¹⁰) PLANTEFOL L. — Un eudiomètre simple. **Bull. Soc. Chim. Biol.**, 15, p. 992, 1933

tyles manifestent une intensité respiratoire plus forte que celle des hypocotyles entiers et les fragments de 10 mm. respirent de façon encore beaucoup plus intense que les demi-hypocotyles. L'intensité respiratoire est toujours plus forte au sommet qu'à la base de l'hypocotyle.

Dans le matériel inanitié, l'intensité respiratoire des fragments d'hypocotyles est aussi plus forte que celle des hypocotyles entiers et d'autant plus forte que les fragments sont plus petits.

Le matériel inanitié présente, partout, une intensité respiratoire nettement plus faible que celle du matériel non inanitié correspondant. Elle en atteint parfois seulement 20 %.

B. Quotient respiratoire.

Matériel	Non inanitié	Inanitié
Hypocotyles entiers de 60-80 mm	1,13	1,00
Demi-hypocotyles		
Moitié supérieure	0,97	0,80
Moitié inférieure	1,11	0,85
Fragments de 10 mm		
Pris au sommet	1,00	—
Pris à la base	1,05	—

Dans le matériel non inanitié, le quotient respiratoire de l'hypocotyle entier traduit, par sa valeur voisine de 1, l'oxydation de glucides. Cette valeur est pratiquement la même dans les demi-hypocotyles et les fragments de 10 mm. Le quotient respiratoire est donc assez semblable aux divers niveaux de l'hypocotyle.

Dans le matériel inanitié, le quotient respiratoire de l'hypocotyle entier est aussi égal à 1 ; mais celui des demi-hypocotyles est plus faible, ce qui semble révéler un changement dans les métabolites de base.

L'inanition ne modifie donc pas très sensiblement le quotient respiratoire de l'hypocotyle entier. Il diminue cependant celui des demi-hypocotyles.

* * *

CONCLUSIONS

1) L'inanition diminue sensiblement l'intensité respiratoire de l'hypocotyle et de ses fragments, mais elle modifie peu leur quotient respiratoire.

2) La fragmentation augmente considérablement l'intensité respiratoire des tissus hypocotylaires, inanitiés ou non inanitiés. Cette augmentation est d'autant plus forte que le fragment est plus petit. Cette deuxième conclusion nous met dans l'obligation de préciser le rôle traumatique de la coupure. En effet, les fragments ont été mis à respirer pendant 24 heures consécutives ; nous ne savons donc pas pendant combien de temps le traumatisme agit sur le métabolisme.

Quand on considère à la fois le comportement rhizogénique de l'hypocotyle et son comportement métabolique, on constate que le nombre des racines néoformées est particulièrement élevé dans les tissus dont l'intensité respiratoire est forte (fragments) et qu'il est beaucoup plus réduit dans les tissus dont l'intensité respiratoire est faible (matériel inanitié).

Il existe donc une nette relation entre la rhizogenèse et les échanges respiratoires et, particulièrement, en ce qui concerne l'intensité respiratoire. Cette relation met l'accent sur le rôle important, joué par la coupure initiale sur le déclenchement brusque de la rhizogenèse dans les hypocotyles de Balsamine. Il est permis de penser que la fixation du précurseur mobile, postulée par Bouillenne, pourrait s'effectuer à l'intervention de modifications métaboliques dans les tissus qui en sont le siège. Nous nous proposons, dans des recherches ultérieures, de préciser dans quelle mesure, métabolisme et rhizogenèse sont liés, et de déterminer la nature de cette liaison.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Institut de Botanique
Laboratoire de Physiologie végétale
Centre national de recherches
des Hormones végétales

Extrait de **LEJEUNIA, Revue de Botanique.**
Tome 14, 1950, pp. 33-35.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ANATOMIQUE DE *IMPATIENS BALSAMINA* L.

par

Raymond NOËL

Chargé de Recherches au F. N. R. S.

Dans l'étude de la rhizogenèse, divers auteurs [1] [2] [3] [4] ont mis en évidence l'importance de facteurs **mobiles** synthétisés dans les feuilles ou mis en réserve dans les cotylédons. C'est pourquoi, la connaissance de la structure anatomique de notre matériel expérimental : *Impatiens Balsamina* L, s'est révélée indispensable [5].

L'anatomie des Géraniées est peu connue. Chauveaud [6] a, cependant, décrit, dans son beau travail sur l'Appareil Conducteur des Plantes Vasculaires, la structure anatomique de la jeune plantule d'*Impatiens Balsamina* L.

Nous avons suivi le parcours des faisceaux dans les 8 premiers entrenœuds, dans l'épicotyle et dans l'hypocotyle de la plante feuillée.

En coupe, la tige d'*Impatiens Balsamina* L. a une forme circulaire. Ses faisceaux sont répartis assez uniformément à la périphérie de la stèle.

De chaque feuille, comme de chaque cotylédon, 3 faisceaux pénètrent dans la tige : un faisceau médian et deux faisceaux latéraux. Le faisceau médian comporte moins de vaisseaux que les faisceaux latéraux.

---

(1) BOUILLENNE R. et WENT F. — Recherches expérimentales sur la Néoformation des racines dans les plantules de **Impatiens Balsamina** L. **Ann. Jard. Bot. Buitenzorg,** 43, 1933.

(2) COOPER W. C. — Hormones in relation to root formation on stem cuttings. **Plant Physiol.,** II (4), p. 779, 1936.

(3) MOUREAU J. — Rhizogenèse chez **Coleus** sous l'influence de l'hétéroauxine. **Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.,** 73, p. 142, 1940-41.

(4) NOEL R. — Le facteur cellulaire dans la rhizogenèse. **Lejeunia,** 11, 1947.

(5) Nous avons réalisé ce travail dans les Laboratoires de l'Institut de Morphologie Végétale. Nous tenons à remercier M. le Professeur MONOYER pour l'excellent accueil qu'il nous y a réservé.

(6) CHAUVEAUD G. — L Appareil conducteur des Plantes Vasculaires. **Ann. Sc. Nat.,** 13, p. 113, 1911.

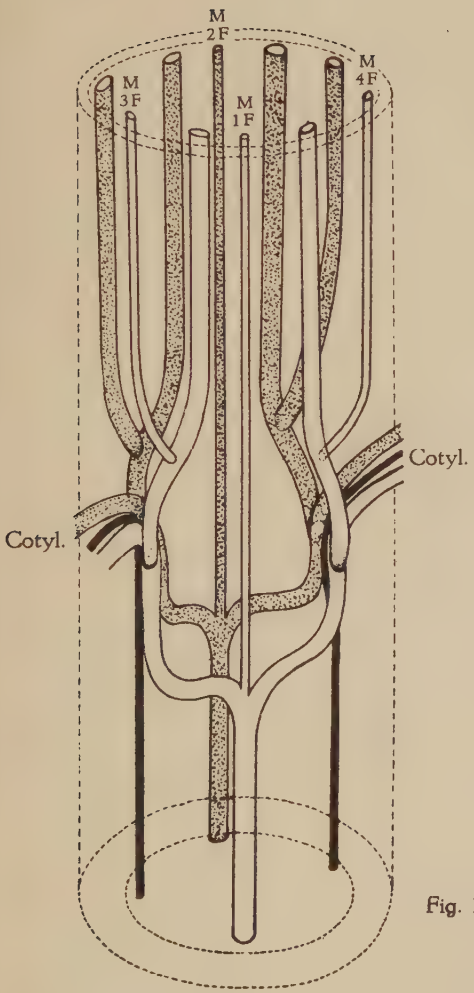


Fig. 1. Connexions anatomiques au niveau d'insertion des cotylédons

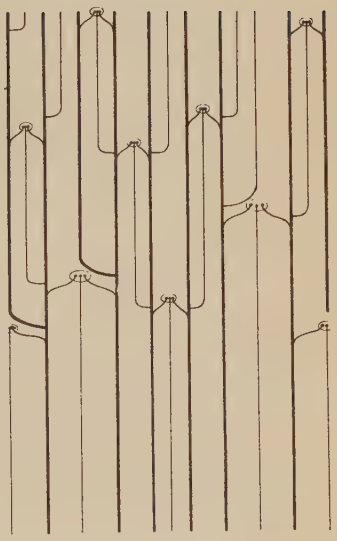


Fig. 2.

Comme le montre le schéma de la Pl. 5, fig. 1, les faisceaux latéraux s'anastomosent très rapidement, dans la tige, aux faisceaux sympodaires des entrenœuds supérieurs. Par contre, le faisceau médian parcourt un trajet assez long, avant de s'anastomoser :

Le faisceau médian de la 9me feuille parcourt 4 entrenœuds,
» » 8me » 4 »
» » 7me » 5 »
» » 6me » 3 »
» » 5me » 3 »
» » 4me » 3 »
et l'épicotyle entier,
» » 3me » 2 »
et l'épicotyle entier,
» » 2me » 1 »
et l'épicotyle entier,
» » 1re » l'épicotyle entier.

L'épicotyle présente la même structure anatomique sur toute sa longueur. Cette structure comporte 4 faisceaux médians provenant des 4 premières feuilles et 6 faisceaux sympodaires.

Ces faisceaux se répartissent, en deux groupes, à la base de l'épicotyle, de part et d'autre du plan médian des cotylédons.

D'un côté (groupe I) se trouve le faisceau médian de la première feuille, ayant, de part et d'autre, un faisceau sympodaire et un faisceau médian. De l'autre côté (groupe II) se trouve le faisceau médian de la deuxième feuille, ayant, de part et d'autre, deux faisceaux sympodaires.

Une symétrie bilatérale parfaite se marque donc, pour tout le parcours, de part et d'autre du faisceau médian de la deuxième feuille.

Immédiatement au-dessus du niveau d'insertion des cotylédons (voir Pl. 5, fig. 2), on remarque, dans chaque groupe deux anastomoses symétriques : d'une part, celle d'un faisceau sympodaire voisin de M1F, avec le faisceau M3F, et celle de l'autre faisceau sympodaire, avec M4F ; d'autre part, une anastomose des deux faisceaux sympodaires situés de part et d'autre de M2F.

En-dessous de ces anastomoses symétriques, pénètrent les faisceaux cotylédonaires, au nombre de 3 par cotylédon. Ces faisceaux sont extrêmement rapprochés l'un de l'autre, à leur lieu d'insertion sur la tige.

Comme l'a montré Chauveaud, le faisceau médian traverse l'hypocotyle sur toute sa longueur, sans anastomose. Les faisceaux latéraux, au contraire, s'anastomosent très rapidement aux faisceaux sympodaires de l'épicotyle. Le comportement des faisceaux cotylédonaires est donc semblable au comportement des faisceaux foliaires.

De part et d'autre du plan de symétrie qui passe par les faisceaux médians des cotylédons, on compte donc, à ce niveau, 3 faisceaux : d'un côté, on trouve, au centre, le faisceau médian de la 1re feuille (M1F), entouré de 2 faisceaux sympodaires ; de l'autre côté, on trouve le faisceau médian de la 2me feuille (M2F) entouré de deux autres faisceaux sympodaires. Dans chaque groupe, les faisceaux sympodaires se rapprochent l'un de l'autre, sur un espace très court et s'anastomosent avec le faisceau foliaire médian, pour former un gros faisceau sympodaire unique.

L'hypocotyle comporte donc, à partir de ce niveau, 4 faisceaux, répartis selon deux plans verticaux perpendiculaires l'un à l'autre dans le plan médian des cotylédons, on rencontre les deux faisceaux médians des cotylédons, dans l'autre plan, on rencontre les faisceaux sympodaires provenant des feuilles et des faisceaux latéraux des cotylédons.

Cette structure est constante sur toute la longueur de l'hypocotyle.

L'étude anatomique d'*Impatiens Balsamina* L. met donc en évidence le fait que, dans l'hypocotyle, les faisceaux n'ont pas tous la même valeur, mais qu'ils sont semblables seulement 2 à 2. Cette conclusion est particulièrement importante pour l'étude des substances mobiles susceptibles d'intervenir dans la rhizogenèse dont l'hypocotyle est le siège.

Extrait de **LEJEUNIA, Revue de Botanique.**
Tome 14, 1950, pp. 9-12.

DÉCOUVERTE EN BELGIQUE

de *TRICHOPHORUM ALPINUM* (L.) PERS.

(*ERIOPHORUM ALPINUM* L.)

par

Arthur MARÉCHAL

Je me trouvais le 29 août 1948, à la soirée, après une longue excursion faite dans les dunes limitrophes des Polders (*dunis fundatis*), à environ trois kilomètres de la mer et à une altitude voisine de 0,50 m., sur la commune d'Oostduinkerke. En traversant une panne humide, spongieuse, plus ou moins tourbeuse, mon attention fut attirée, malgré l'obscurité naissante, par une houppe laineuse se balançant gracieusement au sommet d'une tige grêle et à demi desséchée. A première vue, elle donnait l'impression d'un flocon de laine laissé par quelque mouton en pâture. En réalité, j'avais affaire à un Eriophorum ne ressemblant à aucune linaigrette indigène. Quelle ne fut pas ma surprise !

Je mis la plante dans un carton pour l'analyser plus en détail lors de mon retour à Liège.

Pendant l'hiver 1948-1949, la plante fut soumise à une analyse systématique approfondie et j'arrivai à conclure que c'était bien *Trichophorum alpinum* (L.) PERS (= *Eriophorum alpinum* L.).

Détaillons un peu l'analyse systématique de la tribu des *Eriophorae*, dont les espèces sont remarquables par la houppe laineuse qui paraît après l'anthèse et qui est constituée par des aigrettes plumeuses naissant à la base des écailles du périgone (les Anglais les appellent Grass-wool : plantes porte-laine).

La tribu des *Eriophorae*, dont les espèces croissent dans les tourbières, comprend deux genres : le genre *Trichophorum* PERS. et le genre *Eriophorum* L. En voici les principaux caractères distinctifs :

Trichophorum Pers. Feuilles radicales nulles ; les caulinaires inférieures réduites à la gaine aphylle ou apiculée ; soies de 0 à 6 au plus par écaille et plus ou moins indépendantes les unes des autres.

Eriophorum L. Plantes munies de feuilles radicales ; gaines caulinaires munies d'un limbe foliacé ; soies du périgone en nombre illimité et plus ou moins agrégées.

Le premier genre comprend trois espèces :

a) *Trichophorum atrichum* Palla. Pas de soies ou aigrettes atrophiées. 5 à 12 cm. Dans les alluvions des terrains alpins ; pâturages humides et pierreux des Hautes Alpes (Engadine, Simplon, Furka). Ne descend pas dans les tourbières des plaines.

b) *T. caespitosum* (L.) Hacken. Soies du périgone courtes, 4 par écaille. 5 à 20 cm. Se présente en gazon serré formant des associations dans les marécages des régions élevées. Rarement dans les marais et tourbières des plaines.

c) *T. alpinum* (L.) Pers. Soies grandes, très blanches, soyeuses, flottant gracieusement au vent, *flexueuses*, donnant de loin l'apparence d'une boule de neige. Rhizome court sur lequel croissent, de distance en distance, des tiges sétacées et cespiteuses. Marais tourbeux des plaines et des montagnes. 10 à 30 cm. C'est cette dernière espèce qui fait l'objet de la présente communication.

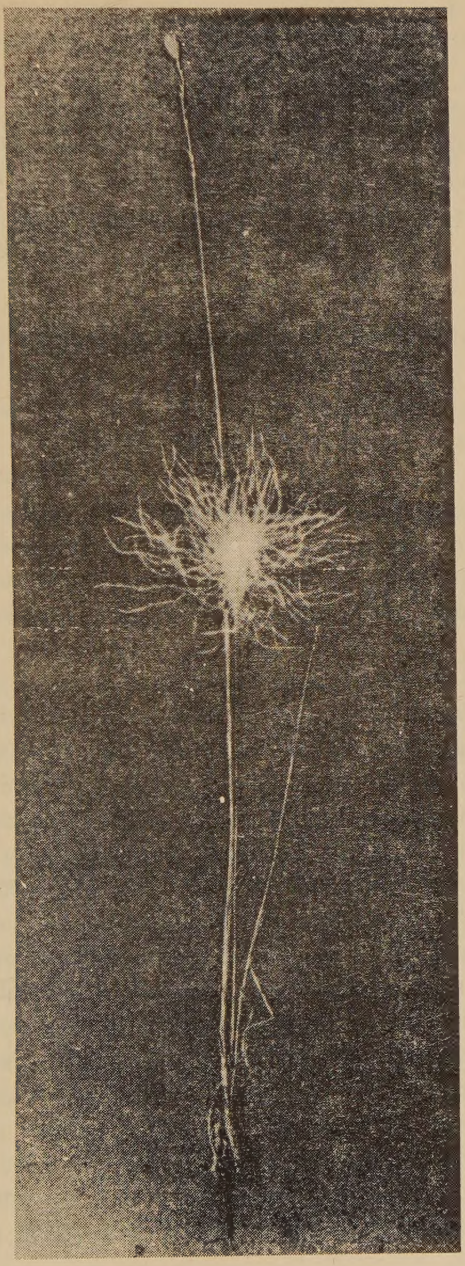
Au début d'août 1949, je me suis rendu à l'endroit où j'avais, l'année précédente, cueilli un échantillon de l'espèce précitée à la faveur d'un retard de floraison (floraison normale : mai-juin).

Toujours dans la même panne, un pied, également en retard, présentait sa belle houppe laineuse, à environ 15 mètres de l'endroit où j'avais récolté le premier échantillon. Malheureusement, la plante fut broutée par les moutons avant que j'aie eu la possibilité de la photographier.

Quoi qu'il en soit, l'espèce est représentée dans cette station par un nombre restreint de pieds disséminés çà et là.

Dans la région qui nous occupe, le substratum de *Trichophorum alpinum* est constitué par le sol argilo-siliceux, spongieux, humide, vraisemblablement tourbeux d'une panne enclavée entre des dunes fixées sur lesquelles croissent *Thalictrum minus* L. forma *dunensis* Dumort. et *Hippophaë rhamnoides* L.

Cette panne a environ 100 mètres de longueur sur 25 à 40 mètres de largeur et elle est orientée S.E.-N.W.



TRICHOPHORUM ALPINUM (L.) PERS.

Son tapis végétal actuel comprend les espèces plus ou moins hygrophiles suivantes : *Salix repens* L. forma *arenaria* Anders., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Agriopyrum repens* (L.) P. Beauv., *Cirsium lanceolatum* (L.) Hill. var. *hypoleucum* (DC.) Beger, *Taraxacum officinale* Weber, *Mentha aquatica* L., *Epilobium palustre* L., *Climacium dendroides* Web. et Mohr, *Eurhynchium Schleideri* Hedw., *Camptothecium nitens* Schimp., *Festuca ovina* L. et var. *duriuscula* (L.) Kuh., etc.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DE *TRICHOPHORUM ALPINUM*

Les *Eriophorae*, nous le répétons, sont des plantes turficoles réparties dans les diverses contrées centrales et septentrionales de l'hémisphère boréal.

En France, l'espèce se rencontre dans les marais et tourbières du Jura, des Alpes de la Savoie, du Dauphiné, de la Haute Provence, en Auvergne et dans le Cantal. Il n'y en a aucune trace dans les marécages du littoral atlantique et des côtes de la Manche.

En Suisse, comme en France, elle se rencontre dans toutes les Alpes entre 2.100 et 2.600 mètres d'altitude, à la ceinture des buissons de conifères et de préférence dans les tourbières bombées.

En Allemagne et en Tchécoslovaquie, on la trouve dans les Hochmoor de la forêt de Thuringe, Riesengebirge, Monts Sudètes, Böhmerwald ; elle est rare en Souabe et dans la Forêt-Noire.

En Autriche, elle croît dans le Vorarlberg (Tyrol autrichien).

En plaine, elle existe dans les marécages et tourbières du Hanovre, Holstein, Schleswig, Mecklembourg, Brandebourg jusqu'aux portes de Berlin, mais en densité de plus en plus faible à mesure que l'on s'avance vers l'intérieur ; en Poméranie, Prusse orientale, jusqu'à Tilsitt ; elle manque en Prusse occidentale.

Trichophorum alpinum n'est pas mentionné en Hollande.

Tous les auteurs anglais depuis Hooker (1855) jusque Babington en 1914 ne signalent qu'une seule habitation de cette Cypéracée dans les Iles britanniques : « Moss of Restinet near Forfar », donc dans une tourbière haute, dans les Grampians (Ecosse).

Malheureusement l'assèchement par drainage de cette immense tourbière va faire disparaître cette habitation unique

pour l'Angleterre et cette remarquable espèce sera vraisemblablement perdue pour la flore britannique.

Quant à sa répartition dans les autres contrées du globe, notons qu'on rencontre cette espèce dans les Carpathes, la Sibérie ouralienne, l'Altaï, l'Islande et les régions circumpolaires boréales, la Sibérie et l'Amérique arctique.

On arrive ainsi à la conclusion que, dans l'état actuel de nos connaissances, *Trichophorum alpinum* atteint à Oostduinkerke l'extrême limite occidentale de sa distribution en zone de plaine.

La découverte de cette espèce remarquable constitue une nouvelle et heureuse acquisition pour la flore nationale.

BIBLIOGRAPHIE

Rouy. — Flore de France, t. XIII.

Lloyd. — Flore de l'Ouest de la France.

Coste (H.). — Flore de France, t. III.

Hegi (G.). — Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd II, 1. Teil.

Hallier. — Flora von Deutschland, Bd V, 1. Teil.

Schinz et Keller. — Flore de Suisse.

Heuckels (H.). — Geillustreerde Flora van Nederland.

Hooker and Arnott. — British Flora (1855).

Lindley. — British Flora (1858).

Hagwand. — Pocket book of British Flora (1882).

Cardale Babington (Ch.). — British Flora, Cambridge 1904 (9me édition).

Riddelsdeel (R.). — Flora of Gloucestershire, 1948, Arbroath-Scotland.